

京都大学	博士（人間・環境学）	氏名	清水 加耶
論文題目	Host plant use in the assemblage of herbivorous insects on <i>Macaranga myrmecophytes</i> (オオバギ属アリ植物に発生する植食性昆虫の寄主植物利用様式)		
(論文内容の要旨)			
世界の熱帯雨林地域には、茎や葉などの組織の一部に形成した空隙をアリに巣場所として提供し、その共生アリに植食者からの防衛を委ねている、アリ植物と呼ばれるさまざまな植物が分布している。共生アリによる強力な防衛にもかかわらず、アリ植物は多様な植食性昆虫の寄主植物となっている。本論文は、アリとアリ植物の相利共生が植食性昆虫群集の餌資源利用様式にどのような影響を与えているのかを実証的に解明しようとしたものである。 本論文は8章によって構成されている。 第1章では、これまでの知見を整理して、群集生態学と生物多様性研究における本論文の意義と、本論文の目的を述べている。これまで、アリ植物と共生アリの間の相利関係の基本特性と種特異性・共進化過程、アリへの資源投資に及ぼす生息場所の環境条件や攪乱の影響、相互依存度や相互適応の変異に関する進化生態などについて数多くの研究がなされてきた。しかし、アリ植物を寄主として利用する植食性昆虫の群集構造についてはほとんど注目されてこなかった。そこで、本論文では、オオバギ属植物上に展開する植食性昆虫群集の摂食行動・寄主植物利用様式を実証的に解明することを目的とした。 第2章では、調査地の生態環境を概観するとともに、先行研究の成果に基づき、オオバギ属のアリ植物11種と非アリ植物4種について、基本的な生活史・生態的特性、オオバギとアリの相利共生系における種特異性や共種分化過程、オオバギ属の種内・種間にみられるアリ防衛（共生アリによる対植食者防衛機構）と非アリ防衛（アリが関与しない、ほとんどすべての植物が用いている物理的・化学的対植食者防衛機構）の相対的重要度の変異などに関する知見を整理した。 第3章では、調査地のオオバギ15種から得られた6目34科79種の植食性昆虫のうち、主要な46種の寄主利用様式の詳細を明らかにした。アリ防衛の程度、寄主範囲の広さ、攪乱によって共生アリの活動が低下した場合の寄主利用の有無などによって特徴づけられる寄主利用様式は、摂食様式と強く関連していた。虫癭形成者(14種)と潜葉者(1種)では、寄主範囲が極めて狭く、各種は1種または近縁な2種のみを利用していた。また、共生アリの活動が低下しても、それらの寄主範囲は変化しなかった。一方、吸汁者(12種)では、寄主範囲が広く、アリ防衛の程度が異なるさまざまな植物を利用していた。咀嚼者(19種)には、専食性のグループと広食性のグループが見られた。前者は、ムラサキシジミ(<i>Arhopala</i>)属の4種とトビナナフシの<i>Orthomeria</i>属の2種からなり、共生アリの攻撃を回避するために適応的な形態や行動を備えていた。 第4章では、専食性の強い4種のムラサキシジミの幼虫に、共生アリ不在の飼育条件			

下で、アリ防衛の程度が異なるいくつかの非寄主植物を与えたときの成長率を測定した。その結果、3種では、アリ防衛の強い種を餌とした場合には正常な成長が認められたが、アリ防衛の弱い種（すなわち化学防衛の強い種）を餌とした場合には成長・生存率が低下した。残りの1種は、非寄主種を餌とした場合には、正常に成長することができなかった。これらの結果は、アリ防衛と化学防衛の双方が寄主植物の範囲を決めていることを示唆している。

つづく2つの章では、第4章で強い寄主特異性を示した1種のシジミチョウ (*A. zylda*) の幼虫が示す特異な形質を記載した。第5章では、このシジミチョウの幼虫が、寄主植物上の共生アリに随伴も攻撃もされずに、寄主種の個体上に滞在できることを明らかにした。このような性質は、突起物のほとんどない体表構造と体表の臭い（体表炭化水素組成）の特殊化によってもたらされていると推定された。第6章では、このシジミチョウが、ほとんどの幼虫期間を通じて、寄主植物がアリに提供している食物体のみを餌としていることを明らかにした。

第7章では、専食性の強い2種のトビナナフシの寄主範囲とアリ防衛回避機構を調査した。これらの種は、アリの攻撃を巧みに回避することによって、寄主植物個体上で摂食を続けることができることが明らかになった。

第8章では、本論文の各章を総括し、アリ植物と共生アリの相利共生関係が植食性昆虫の多様性や寄主植物利用様式に与える影響を考察した。これまでの結果は、アリ植物のアリ防衛が、植食者のアリに対する対抗手段を進化させ、それが植食者の種分化を促したことを示唆している。また、攪乱に起因する共生アリの活動低下が、天敵不在空間を作り出し、それが広食性植食者の生存を可能にすることによってオオバギ上の植食者群集の局所多様性を高めていることが示唆された。以上のことより、熱帯雨林の植食性昆虫の高い多様性を創出・維持するうえで、アリ植物とアリの間の相利共生系が重要な役割を果たしている可能性が示唆された。

(論文審査の結果の要旨)

アリに巣場所を提供して共生関係を結びそのアリに対植食者防衛を担わせる、アリ植物と呼ばれるさまざまな植物が、広汎な分類群において進化し、世界中の熱帯雨林域に分布している。いくつかのアリ植物を対象に、相利関係の基本特性と種特異性・共進化過程、アリへの資源投資におよぼす生息場所の環境条件や攪乱の影響、相互適応に関する進化生態などについて、これまでに数多くの研究がなされてきた。しかし、アリ植物に共生するアリが植食者に向けて行う攻撃行動・排除行動が、植食者群集の寄主植物利用にどのような影響を与えているのかを詳細に解明した研究はほとんどなされてこなかった。本論文は、東南アジアの熱帯雨林域に多数のアリ植物種を進化させたオオバギ属に焦点をあて、これらを寄主として利用する植食性昆虫群集の資源利用様式を実証的に解明したものである。

第1章では、先行研究の成果にもとづき、熱帯雨林の生態系の生物間相互作用網においてアリ類が果たす影響力の大きさ、特に植食者に対して与える負の効果の大きさを詳述し、熱帯雨林において多様な進化をとげた植食性昆虫群集の構造と多様性の創出・維持機構を理解するには、植物上のアリが植食性昆虫の資源利用に与える影響を実証的に解明する必要があることを論じている。

第2章では、本論文研究がおこなわれた調査地と調査対象としたオオバギ属について、先行研究によって蓄積された知見を整理し、以後の章を理解するのに必要な情報を適切にまとめている。

第3章では、調査地に生育するオオバギ15種を対象に行われた、5年間にわたる野外観測、野外・室内飼育の結果をまとめている。調査によって得られた6目34科79種の植食性昆虫のうち主要な46種を対象に、各種の寄主植物利用を記載した後、それらを摂食習性にもとづいて群分けし、それぞれの種群にみられる寄主植物利用様式の特徴を寄主種のアリ防衛と非アリ防衛の強度、寄主範囲の広さ、攪乱によって共生アリの活動が低下した際の寄主利用状況などに着目して比較分析を行っている。虫癭形成者と潜葉者はアリ植物種を寄主とする種が大半を占め、各種は1種あるいは近縁の2種のみを寄主植物としていること、咀嚼者には、おもにアリ植物を利用する専食性のグループと、アリ防衛の程度の異なる複数のオオバギ種や共生アリの活動が低下したアリ植物個体を利用する広食性のグループが見られること、吸汁者は広食性種によって占められること、さらには、アリ植物を利用する植食者はアリの攻撃を回避するための特殊な適応形質を進化させていることが示された。以上の結果は、アリによる攻撃行動が植食者群集の多様性に及ぼす影響を考えるうえで、きわめて貴重な示唆をあたえるものである。

第4章では、専食性の強い4種のムラサキシジミ (*Arhopala*) 属の幼虫の成長を、アリ防衛の程度がさまざまに異なる非寄主の数種の葉を共生アリ不在の飼育条件下で与えた場合の成長率を比較し、それら4種の寄主範囲を制限している至近要因を分

析している。そのうち3種の寄主範囲は、非寄主種のアリ防衛と寄主種より強い非アリ防衛の両方によって制限されていることが示唆され、残りの1種が示す強い専食性は、寄主種のみがもつ栄養物質や摂食刺激物質が幼虫の成長に必要であることによって維持されていることが推定された。

つづく2つの章では、第4章で他の3種とは異なる結果を示したシジミチョウの1種(*A. zylda*)の幼虫が示す特異な形質を記載している。好蟻性の大多数のシジミチョウがアリに分泌物を与えることでその攻撃性を宥めているのに対し、このシジミチョウの幼虫では寄主上の共生アリに随伴も攻撃もされずに寄主個体上に滞在し続けていること(第5章)、成長期間の大部分において、寄主がアリに提供している食物体のみを餌として利用していること(第6章)が示されている。いずれの習性も、アリとの共生が絶対的であるアリ植物を寄主とする植食性昆虫では、はじめて確認されたものである。

第7章では、アリ植物種を餌とすることが判明した2種のトビナナフシの詳細な寄主範囲と、それらが発達させたアリ防衛回避機構が記載されている。そして、これらのナナフシは、アリの攻撃を巧みに回避する行動を発達させることによって、アリ植物を寄主として利用することが可能になったことが示唆された。本研究によってはじめて、ナナフシ類によるアリ植物の寄主利用が詳細に明らかにされた。

第8章では、前章までの結果をまとめ、植物と共生するアリが植食性昆虫の寄主利用様式に及ぼす影響を総合的に考察している。アリ植物とアリとの相利共生が、植食者にアリ防衛への対抗手段を進化させ、それが植食者の種分化を促すことによって群集の多様性を増大させたことを実証的に示したことは、本研究の重要な成果である。

以上のように、本研究は、熱帯雨林のきわめて高い生物多様性を創出・維持する進化的・生態的機構の一つとして、植物とアリの間の相利系が重要な役割を果たしていることを、はじめて実証的に明らかにしたものであり、生物多様性研究や群集生態学に重要な貢献をもたらしたものと評価できる。本研究の成果は、相関環境学専攻自然環境動態論講座の目的の一つである、生物多様性をもたらす機構の解明に貢献するものであり、本研究は同講座にふさわしい内容をそなえたものと言える。

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、著作権に係る制約がなくなるまでの間、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