

(論文内容の要旨)

温帯の冬季は、著しい低温もしくは乾燥のために、一般的には生物の活動にとって不適である。実際、多くの昆虫は冬季を非活動的な発育段階で過ごす、冬季に成虫が羽化し交尾、産卵を行う種が鱗翅目、双翅目、膜翅目など複数の系統において知られている。本研究では、冬尺蛾と呼ばれるシャクガ科の冬季活動性蛾類を材料とし、冬季活動性の系統的起源と多様化のプロセスについて研究をおこなった。

第一部では、シャクガ科における冬季活動性は冬が長く夏が短い寒冷な環境に対する生活史の適応であるという仮説を立て、形態学的な研究から多系統群とされている冬尺蛾の系統的位置づけについて分子系統による検証を行った。系統解析には、ミトコンドリアおよび核遺伝子の塩基配列合計 2781 塩基対を用いた。その結果、冬尺蛾は 3 つの亜科でそれぞれ独立に進化したことが明らかとなり、これは形態に基づく推定とも一致した。さらに、ブートストラップ支持は高くなかったが、エダシャク亜科における冬尺蛾は多系統となることが示唆され、冬尺蛾は少なくとも 4 回起源したことがわかった。それぞれの冬尺蛾の系統は晩秋や早春など比較的寒冷な季節に羽化する系統と近縁であり、冬季活動性が暖かい季節に活動するものから段階的に進化してきたことが示唆された。また化石記録をもとに系統樹上で分岐年代推定を行ったところ、冬尺蛾の系統は全地球的に温暖気候から急激な寒冷化が繰り返された 3400 万年から 1200 万年前に分岐したことが示唆され、この寒冷化が冬尺蛾の進化と関連していると考えられた。

第二部では、フユシャク亜科において生活史の種内多型を示すクロテンフユシャクを材料にし、厳冬期による羽化時期の分断が、厳冬期の前と後に羽化する集団の間に生殖的な隔離を生じさせることを検証した。まず野外調査によって、冬が厳しくない場所ではクロテンフユシャクの成虫が冬を通して活動するが、より寒冷な場所では活動が初冬と晩冬に分断されることを明らかにした。系統解析から初冬系統と晩冬系統は共通祖先から近畿から中国・四国地方周辺において分化したことがわかった。現在これらの地域は比較的温暖で、羽化は連続的であることから、初冬型と晩冬型は過去の氷期に分化したと考えられた。系統地理解析では、初冬型と晩冬型は分化した後、それぞれ独立に分散したことが示唆された。ミトコンドリア遺伝子塩基配列と核の増幅断片長多型 (AFLP) の解析により、寒冷地での初冬集団と晩冬集団は遺伝的に隔離されていることが明らかとなった。シーズンを通して週ごとに採集した個体を週ごとの集団として、集団間の遺伝的分化を解析した結果、羽化時期の分離度に応じて集団間の遺伝的交流が妨げられていることが示唆された。しかし、温暖地で時間的に重複して活動する初冬・晩冬系統の個体の間には、遺伝的隔離は存在しないと推定された。これらの結果から、クロテンフユシャクの初冬、晩冬集団間の分化には厳冬期による羽化時期の分断が重要な役割を果たしており、時間的分断が明瞭な寒冷地では種分化が起こりつつあると考えられた。

(論文審査の結果の要旨)

季節適応における繁殖のタイミングの多様化は、繁殖時期を異にする集団間の時間的な生殖隔離をもたらすため、種分化や近縁種の同所的共存を促進する可能性がある。しかし季節適応の分化と種分化の関係については、これまで明確な実証例はなかった。種数が多いシャクガ科の鱗翅目では、冬に成虫が羽化・繁殖する冬尺蛾という特異な生活史を持つグループを含め、多様な季節適応形態が見られる。申請者は、冬尺蛾がシャクガ科の系統の中でいつどのように分化し、また冬尺蛾の多様化がどのように起こったかを解明するために、分子系統学・集団遺伝学的な研究を行った。まず第一部では、シャクガ科の全亜科から異なる季節利用をする属のサンプルを集めて、ミトコンドリア・核遺伝子による分子系統解析を行った。この解析によって、亜科間の関係が初めて明確になり、共通した生活史特性をもつ冬尺蛾が3つの亜科で独立に進化し、それぞれの冬尺蛾の姉妹群は晩秋や早春に繁殖する属であることが明らかになった。さらに分岐年代推定を行うことによって、冬尺蛾の分化は、漸新世から中中新世の寒冷化と関連していることが分かった。この結果から、申請者は、冬尺蛾は寒冷化した生息地で、生活環を完結させるための適応として進化したと推定した。第二部では、フユシャク亜科の一属 *Inurois* において、厳冬期の前後に繁殖期が分断されていることに着目し、気候要因による時間的隔離が冬尺蛾の種分化をもたらす可能性を検証した。*Inurois* 属の一種クロテンフユシャクでは、寒冷地では初冬と晩冬の2つの分断された時期に繁殖する集団が見られるが、ミトコンドリア遺伝子シーケンスと、核 DNA の断片長多型解析によって、これらの時間的に隔離された集団が分化しつつあることを明らかにした。一方、冬がマイルドな地域では、クロテンフユシャクは冬期に連続的に繁殖し、いったん分化した異時的集団間に遺伝子流動が起こっていることから、時間的隔離だけがクロテンフユシャクの異時的集団間の隔離機構となっていると結論した。これらの結果から、クロテンフユシャクは、同所的な種分化様式の一つである「異時的種分化」の過程にあると推定された。

申請者は、多様なシャクガ科の亜科間関係を初めて明確にして、冬尺蛾の起源を解明するとともに、冬尺蛾の中での厳冬期による繁殖期の時間的分断による種分化について、遺伝マーカーを用いた詳細な検証を行った。特に、異時的種分化が季節適応の分化に付随して起こりうることを実証した点ではこれまでにない研究である。この点を含め、一連の研究成果は、進化生態学的に注目される内容のものである。よって、本研究は博士（理学）の学位論文として価値あるものと認める。なお、論文内容とそれに関連した分野について口頭試問を行った結果、合格と認めた。