

京都大学	博士（生物科学 動物学）	氏名	奥山 永
論文題目	Interspecific interactions and reproductive character displacement in damselflies （カワトンボの種間相互作用と繁殖形質置換）		
（論文内容の要旨） 同所的に生息し、相互に作用しあうトンボ目の近縁 2 種、<i>Mnais costalis</i> と <i>M. pruinosa</i>、を材料に、形質分岐と形質置換に関する考察を行った。よく似た表現型を持つ近縁種が同所的に共存する際、しばしば、両種の形質に分岐が見られるが、おそらく種間相互作用によって形質置換が生じた結果だと思われる。2 種に生じうる分岐形質として、生息地の好みと、体サイズ、熱環境ニッチ、飛翔能力、翅色多型、種認識能力について検討した。動植物における形質置換を扱った研究は数多いが、その多くは変化する多くの形質のうちの 1 つに焦点を当てている。単一の形質に生じた形質の変化が他の形質に影響を与え、総合的に生態や行動が変化するのであれば、単一形質だけの検討では明らかに不十分である。そこでこの博士論文では、複数の形態形質、特にその行動形質との相互関係を考慮することとした。 2 章では、2 種の生殖活動の空間的-時間的な重なりについて検討した。結果、生殖シーズンに違いは見られないが、種間の生息地の好みの違いによって生息地分割が生じることが示された。つまり、共存域では <i>M. costalis</i> が日向を、<i>M. pruinosa</i> が日陰を生息地として好んでいた。種間の排他的な闘争行動が生息地分割をもたらしたというよりも、日照環境への好みで種間で異なる結果だと考えられた。 3 章では、同所域での形質置換が日照条件の好みの違いと関連していることを示した。単独生息域において両種は、共に日陰を好んでいた。しかし、同所域において <i>M. costalis</i> は、日当たりの良い生息地を好み、<i>M. pruinosa</i> は、陰の多い生息地を好んでいた。共存は、日照条件の好みに分岐をもたらしたが、それは翅色多型の消失や体サイズの分岐とも関連していることが示唆された。日当りに進出した <i>M. costalis</i> のオスは、縄張りディスプレイの交尾戦略に特化したことが、体サイズの増大をもたらした。森林に留まった <i>M. pruinosa</i> のオスは、森林内でメスを探索する交尾戦略に特化したことが、体サイズの減少につながったと考えられた。 4 章では、体サイズと体温が飛翔能力に影響を及ぼすことが示された。一般に飛翔速度は、高い体温で速くなる、しかし、速度は体温 20～25℃程度で最高となり、それ以上で徐々に低下した。最低飛翔可能体温は、小さな <i>M. pruinosa</i> のほうが有意に低かった。体サイズにおける形質分岐が生息地の日照条件と関連した生息地分割を生じさせていることが示された。 5 章では、翅色多型の喪失が 2 種の交尾前生殖隔離機構として働くのか否かを検証するための野外実験を行った。その結果、交尾産卵のために訪れる場所を決める際に、オスの翅色を視覚的信号としていることが示唆された。つまり、<i>Mnais</i> 属両種に見られる翅色多型の喪失が、性的な種間相互作用を避けるために効果的に作用していることが強く示唆された。 <i>Mnais costalis</i> と <i>M. pruinosa</i> の形質分岐は、複数の形質が相互に関連しあった進化の結果であることが示された。いくつかの形質は種の相互作用を避けるための選択の直接の対象であるが、間接的に影響をうけた形質もあるだろう。例えば、日照条件の異なる生息地への分離は、それぞれの種に新たな熱環境への適応を促したかもしれない。体サイズの分岐は、異なる熱環境への適応に関連している可能性がある。このような、分岐形質の間の相互関係を考慮することで、進化プロセスとしての形質置換をより深く理解できるようになるだろう。			

(論文審査の結果の要旨)

申請者は、同所的に生息し、繁殖場所をめぐって競争する近縁 2 種のカワトンボ (*Mnais costalis* と *M. pruinosa*) の形質置換の検出とその繁殖行動への影響に関して、きわめて重要な研究成果をあげた。よく似た表現型を持つ近縁種が同所的に共存する際、しばしば、両種の形質に分岐が見られるが、おそらく種間相互作用によって形質置換が生じた結果だと思われる。形質置換は、群集構造に影響するため、生態学にとってきわめて重要な現象であるが、形質置換を生じさせる種間相互作用の内容については、十分な証拠が得られた例はほとんど無い。

本論文は関東、北陸、近畿で行われたフィールド調査、滋賀県田上里町の天神川で行われた野外実験、および室内での行動実験をもとにした 4 つの研究から構成され、カワトンボ 2 種の生息地分割と形質置換について、総合的に論じている。

2 章では、天神川の上流域から下流域にかけての 2 種の分布様式を 4 年間にわたって調査し、繁殖期においては 2 種間に違いは見られないものの、空間分布に関しては両種が上流域と下流域に分かれて生息することを量的に示した。そして、上流域と下流域の日照条件の違いが生息地分割に影響していることを明らかにした。ただし、個体数の年変動が大きく、個体数の多い年と少ない年で分布の広がりが増えること、両種がともに個体数が多い年には、分布の重なりが大きくなることが明らかになった。

3 章では、両種の日照条件に関連する生息地選好性の違いが、種間相互作用によって生じたのかどうかを確認するために、*M. costalis* 単独域 (北関東)、*M. pruinosa* 単独域 (南紀)、および共存域 (近畿) で、生息地選好性の調査を行っている。その結果、単独域では両種とも日陰の多い森林環境を選好するのに対し、共存域では *M. costalis* が日向、*M. pruinosa* が日陰へと選好性が二極化することを明らかにし、種間相互作用の影響を確認した。また、共存域では体サイズが変化し、*M. costalis* は大型化、*M. pruinosa* は小型化する傾向があることを示している。申請者は、生息地分割の結果、温暖な日向と冷涼な日陰への適応の結果として体サイズの変化が起きたのだろうと議論している。

4 章では、2 種の体サイズが共存域で変化することに関連して、体サイズが飛行能力に与える影響を体温の影響を加味した実験を行った。その結果、体サイズは飛行速度にほとんど影響しないものの、最低飛行可能な体温が体サイズによって異なることを示した。すなわち、小さな個体ほど低温での飛行に適していることを明らかにした。日向を好む *M. costalis* が大型化し、日陰を好む *M. pruinosa* が小型化したことと合致していることから、体サイズの変化と生息地選好性の変化との関連性を示す、重要な成果と言える。

5 章では、近畿地方での翅色多型の消失が、種認識に貢献するかどうかを、ほぼ同数の両種オスが存在する生息地を用いた巧妙な野外実験によって確かめている。メスは産卵基質を中心にナワバリを形成するオスを訪問して交尾産卵を行うが、オスの除去実験によって、メスが同種オスに誘引されること、さらに異種オスを避けることができた。野外実験で交尾前隔離が証明された例はきわめて稀で、貴重な結果を得ることができたと評価できる。

上記のように、申請者は、共存する近縁 2 種に、生息地の好み、体サイズ、熱環境ニッチ、飛行能力、翅色多型、種認識能力など、さまざまな形質に連動して形質置換が生じることを示した。本論文の成果は、今後の形質置換と生殖隔離の研究に大きな影響を与える、意義ある研究だと考えられる。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 25 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。