

(続紙 1)

京都大学	博士（ 人間・環境学 ）	氏名	浅 野 郁
論文題目	Patterns of dipterocarp seed utilization by insect seed predators in a Bornean tropical rain forest (ボルネオ島低地熱帯雨林におけるフタバガキ科種子食性昆虫の資源利用様式の解明)		
(論文内容の要旨)			
熱帯雨林は陸上で最も生物多様性の高い生態系として知られている。熱帯雨林の多様な生物種が、限られた空間の中で、どのように資源を分割しながら共存しているのかを解明することは、群集生態学の中心課題の1つである。本論文では、東南アジアの低地熱帯雨林に優占する植物分類群の1つであるフタバガキ科の種子を餌資源とする種子食性昆虫に焦点をあて、それらによる餌資源の分割様式を明らかにするとともに、種子食性昆虫による種子への捕食圧がフタバガキ科樹木の繁殖様式の進化に与える影響について検討したものである。 本論文は7章によって構成されている。 第1章では、まず、東南アジアの熱帯雨林地域における種子食性昆虫の生態が、これまで、ほとんど研究されていない現状を示した。次に、この地域の低地熱帯雨林に固有の現象である、森林を構成する様々な分類群に属する多くの樹種が数年に一度の不規則な間隔で繁殖期を同調させる「同調マスティング現象」を解説し、多くの種類がそのような繁殖様式をもち「同調結実」を示すフタバガキ科樹木と、それらの種子を餌として利用する種子食性昆虫との間の相互関係に関する進化生態学的な研究課題を概説した。 第2章では、調査地の植生・気象条件などの生態環境と、同地で継続的に行われてきた林冠を構成する樹木を対象とした繁殖期のモニタリング調査の概要、および、調査対象としたフタバガキ科とその種子を餌とする昆虫に関する既知の特性について概説した。調査期間中に観測された15ヶ月間に及ぶ同調繁殖期間は、これまでに知られていた最長の同調繁殖期間である12ヶ月を著しく超えていることを示した。 第3章では、調査期間中に同調繁殖を行い開花・結実を示したフタバガキ科3属5種を対象に、さまざまな成熟段階にある、落下前の果実と落下後の果実を複数回採集することにより、種子食性昆虫各種の餌資源利用様式を明らかにした。フタバガキ科の種子を利用する種子食性昆虫は、おもにゾウムシ類とキクイムシ類によって占められていたが、両者の間で摂食様式は大きく異なっていた。ゾウムシ類では、成虫が落下前の果実に1個の果実あたり1個の卵を産卵し、果実が落下する前に孵化した幼虫が単独で種子捕食を開始することを示した。一方、キクイムシ類では、落下後の果実に雌成虫が穿孔して複数の卵を産卵し、幼虫が孵化した後も同居して、1個の果実内で複数の幼虫が生育することを明らかにした。 第4章では、フタバガキ科の種子を捕食するキクイムシ類のなかで最も発生頻度の高い種の1つである<i>Coccotrypes gedeanus</i>の食性幅を明らかにした。<i>C. gedeanus</i>のメス成虫が7目13科に及ぶ多様な植物種の種子に穿孔していることを確認し、そのうち、核果か堅果型の果実をつける樹種が大多数を占める6科34種の樹木の果実・種子において産卵もしくは幼虫による摂食を確認した。このように、<i>C. gedeanus</i>は、フタバガキ科以外の幅広い分類群に及ぶ、極めて広い食性幅をもっていることを明らかにした。			

第5章では、ゾウムシ科ゾウムシ亜科あるいはミツギリゾウムシ科チビゾウムシ亜科に属し、フタバガキ科の種子を捕食する複数のゾウムシ種の食性幅を明らかにした。外部形態に基づく分類が混乱していた一部の分類群について、DNAの塩基配列情報を用いて種の判別を整理した。その結果、調査で得られた30種のゾウムシのうち28種はフタバガキ科のいずれかの1属の種子のみを捕食していることが示され、種子食性ゾウムシの多くの種はキクイムシ類に比べて狭い食性幅をもつことが示唆された。

第6章では、同調繁殖期のみで種子生産を行うフタバガキ科樹種のうち、15ヶ月の間に短期間の非繁殖期をはさんで2回の種子生産を行なった5種を対象に、2回の結実期の間での種子食性昆虫による食害率の違いを調べた。その結果、4樹種において、種子食害率は1回目より2回目の結実期で高くなっていたことが示された。この結果は、同調繁殖が起こっていない時期における餌資源の枯渇が種子食性昆虫の個体群を縮小させるとともに、同調繁殖期に大量に生産される種子に対して種子食性昆虫が飽食するという2つの効果が、同調マスティングの進化を促したとする捕食者飽食仮説を支持した。

第7章では、前章までの結果をまとめ、熱帯雨林地域における種子食性昆虫の資源利用を扱った先行研究の成果と対比させさせながら、フタバガキ科の種子の主な種子食者であるゾウムシ類とキクイムシ類の間にみられる種子資源利用様式の特徴を整理した。また、樹木が示す同調マスティングに対してこれらの種子食性昆虫が進化させた生活史戦略と、同調マスティングの進化に種子食性昆虫が果たした役割について考察し、今後の研究課題を提示した。

(論文審査の結果の要旨)

種子食性昆虫と植物（種子）の相互作用は、植物の繁殖に深く関与して森林などの植物群集の構造に大きな影響を与えるほか、種子という餌資源をめぐる種間競争を介して種子食性昆虫群集の構造にも影響を与えている。陸上においてもっとも多様な生物群集を擁する熱帯雨林には、多様な植物の種子を餌として利用する多様な種子食性昆虫が生息していることが知られてきたが、それらの餌資源利用様式の詳細についてはほとんど明らかにされてこなかった。

本研究は、東南アジアの低地熱帯雨林で優占するフタバガキ科植物の種子を餌資源とする種子食性昆虫に焦点をあて、それらの餌資源分割様式を明らかにするとともに、種子食性昆虫による種子への捕食圧がフタバガキ科樹木の繁殖様式の進化に与える影響を実証的に検討したものであり、熱帯雨林の豊かな生物多様性の創出・維持機構や、昆虫・植物の生存・繁殖戦略の進化過程の解明に向けた礎となるものである。

本論文では、まず、第1章で、熱帯雨林における種子食性昆虫の餌資源利用に関する実証研究の意義・必要性を概説し、第2章で、調査地となったボルネオ島の熱帯雨林の生態環境の特性と、東南アジア地域の熱帯雨林に固有な樹木群集の同調マスティング現象について解説した。

第3章では、落下前と落下後の数千個に及ぶ果実を採取して解剖することにより、優占的な種子食性昆虫であるゾウムシとクイムシの間で、産卵と孵化した幼虫の摂食開始時期が大きく異なっていることを明らかにした。これまで知見の乏しかったクイムシの餌利用特性を定量的に明らかにし、両者の間に資源を巡る非対称な種間競争が作用している可能性をはじめて示した。

第4章では、フタバガキ科の種子を捕食するクイムシの中で最も発生頻度の高い種である *Coccotrypes gedeanus* が少なくとも6科34種もの植物の種子を利用していることが十分な量のデータをもって示された。これまでも、種子食性クイムシは広食性であると考えられてきたが、先行研究では、調査地が異なる、短期で少量のデータに基づく調査の結果を統合して導かれた推論に留まっていた。広範な調査地において数百個体以上の樹木の果実・種子の採集を2年にわたり定期的に繰り返すという地道な野外調査により、このクイムシの個体群がもつ食性幅の広さを明確に示した本研究の成果は、熱帯雨林の種子食性昆虫の多様性や群集構造に関する理解の進展に大きく貢献するものである。

第5章では、ゾウムシの種子食性昆虫の寄主植物特異性が解析された。解析に先立ち、外部形態に基づく分類が混乱していた一部の分類群について、DNAの塩基配列情報を用いて種の判別を整理した。その結果、大半の種子食性ゾウムシ種がフタバガキ科内のいずれかの属の種子を特異的に利用しており、種子食性ゾウムシの多くの種はクイムシ類に比べて狭い食性幅をもつことが明確に示された。本研究は、分類の混乱しているゾウムシ類の形態と分子情報の双方を分析することによって、東南アジアで始めて種子食性昆虫の寄主特異性を明らかにした点で高く評価できる。

同調マスティングの進化を促す要因として、同調繁殖が起こっていない時期の餌資源の枯渇が種子食者の個体群を縮小させるとともに、同調繁殖期に大量に生産される種子に対して種子食者が飽食するという2つの効果が重要な役割を果たしたとする「捕食者飽食仮説」が多くの研究者によって理論的に検討されてきた。しかし、この仮説が実証的に検討されることはほとんどなかった。第6章では、15ヶ月間の間に短期間の非繁殖期をはさんで2回連続して同調繁殖した樹木個体を対象にして、種子食性昆虫がこの仮説における「群集マスティングの進化を促す種子食者」として機能するかどうかを検証した。その結果、種子食性昆虫は同調マスティングの進化を促す要因として機能する可能性をもつことが示された。この結果は、同調マスティングの進化を促した要因の解明を大きく進めるものである。

第7章では、前章までの結果をまとめ、フタバガキ科の種子食性昆虫種間の餌資源分割様式の変異をもたらした生態的・進化的要因や、予想される種子食者間の種間関係について考察した。熱帯雨林における、より多様な分類群の植物と種子食性昆虫の相互作用に関して、今後考究すべき研究課題が示された。

以上のように、本研究は、東南アジア熱帯雨林に固有な樹木群集の同調マスティング現象の進化に関する、未解明の生態学的課題を実証的に検討したものであり、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。

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： 年 月 日以降