

( 続紙 1 )

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |                                                                                                                                                                              |    |       |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|-------|
| 京都大学                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       | 博士（人間・環境学）                                                                                                                                                                   | 氏名 | 川越 葉澄 |
| 論文題目                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       | Host plant use in lepidopteran herbivores on <i>Macaranga</i> myrmecophytes with special reference to effects of the symbiotic ants<br>（オオバギ属アリ植物に発生する鱗翅目の寄主植物利用に与える共生アリの影響） |    |       |
| (論文内容の要旨)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  |                                                                                                                                                                              |    |       |
| <p>本論文は、熱帯雨林において幅広い植物分類群に進化したアリ植物共生系に焦点をあて、共生アリがアリ植物にもたらす対植食者防衛強度に見られる変異が、アリ植物に発生する鱗翅目昆虫の寄主植物利用様式と、その鱗翅目昆虫を餌とする捕食寄生性昆虫の宿主利用様式に与える影響を生態学的に明らかにすることを目的とした。</p> <p>本論文は6章からなる。</p> <p>第1章では、先行研究の成果に基づき、熱帯雨林の生物群集の構造決定におけるアリ類の重要性を概説した。熱帯雨林において、アリは、その生物量の相対的な大きさと、さまざまな生物種との間に結ばれる栄養-防衛共生を中心とする種間関係の多様さにより、数多くの生物の資源利用様式に強い影響力を与えていることが予想されてきた。これまで、アリ類と直接に相互関係をもつ生物に見られる相互適応の進化や生態に関する研究はある程度進んできたが、その相互関係の状態・特性についての時間的変動や種内・種間変異が、他の生物間相互作用に及ぼす間接効果を詳細に解明した研究はほとんどなされてこなかった。そうした状況を鑑み、本研究は、東南アジアの熱帯雨林域を中心に分布するトウダイグサ科オオバギ属のアリ植物種とアリ類が形成する相利共生系に着目し、共生アリが示す攻撃行動の強さの種内・種間変異が、アリ植物を利用する植食者やその植食者を採餌する捕食者の資源利用様式に与える影響を実証的に明らかにした。</p> <p>第2章では、調査地の環境条件・植生に関する特徴を明示するとともに、本研究の対象とした、トウダイグサ科オオバギ属とそれを採餌する鱗翅目昆虫の基本的な生物学的知見を、先行研究の成果と新たに得られたデータに基づいて提示した。また、多様な進化を遂げたオオバギ属アリ植物種における、アリとの相利共生系の特徴についての先行研究の知見を整理した。さらに、本研究で重要な着目点となる共生アリの対植食者防衛の強度・特性に関するオオバギ種内・種間の変異についての先行研究の成果を概説した。</p> <p>第3章では、オオバギ属のアリ植物種の一つである<i>Macaranga bancana</i>において、共生アリによる対植食者防衛の強度が個体の成長にともなってどのように変化するかを明らかにするために、さまざまな成長段階にある同種の野生個体の葉上の共生アリ個体数を測定した。その結果、このオオバギ種では、植物個体の成長に伴って葉あたりのアリ個体数が有意に減少することが明らかになり、成長段階の異なる個体間に共生</p> |                                                                                                                                                                              |    |       |

アリによる対植食者防衛効果の変異が存在していることが示唆された。

第4章では、野外において長期にわたって*M. bancana*から採取した鱗翅目幼虫の種構成データに基づき、第3章で明らかになったこの植物種の個体成長に伴う葉当たりアリ個体数の減少や攪乱要因による共生アリの消失が、個体数において優占する鱗翅目3種（ムラサキシジミの一種、マドガの一種、ツトガの一種）の寄主植物個体選択にどのような影響を与えているのかを分析した。その結果、それらの鱗翅目の種間では、それぞれが利用した寄主植物個体の間で、植物個体の成長段階やアリの消失状況が有意に異なっていることが明らかになった。アリの攻撃を回避する形質の発達程度がこの3種間で異なっており、共生アリによる防衛強度の種内変異が、それらの鱗翅目間の寄主植物利用様式の違いと強く相関していることが示された。

第5章では、共生アリの対植食者防衛強度のオオバギ種間変異が、オオバギ各種に発生する鱗翅目昆虫を餌とする捕食寄生性昆虫の宿主利用様式にどのような影響を与えているかを明らかにするため、アリ植物種と非アリ植物種の両方を含む調査地に生育するオオバギ属全種の上で長期にわたって採取した鱗翅目幼虫から羽化した捕食寄生性昆虫の種構成を解析した。その結果、鱗翅目昆虫を宿主とする捕食寄生性昆虫の種構成は、寄主植物として利用するオオバギ種・個体の共生アリが示す防衛強度に応じて異なっていること、好蟻性ムラサキシジミ種群のなかで非アリ植物を寄主植物として利用している種のみを宿主利用する捕食寄生者が存在することが明らかになった。この結果は、共生アリの存在がオオバギ属を寄主植物とする鱗翅目の幼虫を餌とする捕食寄生性昆虫の宿主利用様式に顕著な影響を与えていることを示唆した。

第6章では、本研究で新たに得られた発見を要約するとともに、第4章と第5章で示された結果を、第1章で提示した本研究の目的に照らして、それらの生態学的な意義を考察した。オオバギ属植物とその共生アリが形成するアリ植物相利共生系における共生アリによる防衛強度の変異が、鱗翅目昆虫によるオオバギ属種の寄主植物利用において鱗翅目種間の資源分割および捕食寄生性昆虫の宿主利用における資源分割を促す可能性を検討した。さらに、他の植物分類群のアリ植物共生系や、他の生物とアリとの間の栄養-防衛共生系に存在することが想定されるアリ防衛の変異が、生物群集の多種共存機構にもたらす効果の普遍性を議論し、アリ類がさまざまな生物との間に形成する相利共生系は、熱帯雨林の豊かな多様性の創出・維持に大きな役割をはたしている可能性のあることを示した。

(論文審査の結果の要旨)

生物群集における多種共存機構を明らかにすることは、生物多様性の創出・維持過程を理解する上で不可欠である。植食、捕食、種間競争、相利共生といったさまざまな特性をもつ多様な種間相互作用が、生物群集の多種共存にどのように関わっているのかという問題を実証的に解明することは、生態学の中心的な課題のひとつである。生物の生存にとって不適な環境要因の攪乱が発生しにくく、種多様性が極めて高い熱帯雨林では、多種多様な生物種間相互作用が密接に絡み合った生物群集が形成されている。熱帯雨林における豊かな生物多様性の創出と維持には、特に種間相互作用が多種共存に大きな役割をはたしていると考えられてきたが、そのことを野外において定量的・実証的に検証する研究はこれまでほとんどなされてこなかった。

第1章で示されているように、本論文は、トウダイグサ科オオバギ属のアリ植物とその共生アリが形成する相利共生系に着目し、その共生系が生物群集の多種共存機構に果たす役割を実証的に検証することを目的としている。アリ植物とは、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という特異な生活史をもった植物の一群である。アリ植物は広汎な植物分類群において進化しているが、その分布は、ほぼ熱帯雨林域に限定されている。オオバギ属からは25種以上のアリ植物が知られており、東南アジアの熱帯雨林域ではしばしば同所的に数種以上のアリ植物が、同属の非アリ植物種と共に生息している。先行研究の成果をまとめ、共生相手となるアリ種が共生相手の植物に接近する侵入者（主に植食者）に向けて行う攻撃行動・排除行動の強度に、オオバギ種間や種内の個体間に大きな変異が見られることが近年明らかになってきたことが、第1章とそれに続く第2章で示されている。

第3章では、オオバギ属のアリ植物の一種である*Macaranga bancana*では、個体の成長に伴って、葉の表面に待機して植食者などの侵入に備えるアリの個体数が減少していることを示した。この結果は、先行研究で示されている、オオバギ属のアリ植物共生系に見られるアリの防衛行動のさまざまな種内・種間変異に関する知見を増強し、相互適応形質の詳細について依然として未知の部分が多い、この相利共生系の進化生態の解明に貢献する成果として評価できる。

第4章では、*M. bancana*を利用する鱗翅目のうち、出現頻度の高い3種の間で、利用する寄主植物の成長段階や共生アリの消失状況が異なっていることを明らかにした。オオバギ属のアリ植物種を食害する鱗翅目昆虫は、好蟻性のムラサキシジミ以外は、これまでほとんど解明されておらず、共生アリの多寡によって出現する鱗翅目の種類が異なることを示したのは本研究が初めてであり、その自然誌研究における価値は高い。また、この結果は、第3章で明らかになったアリによる防衛の強度の変異が、植食者群集の資源分割を促すことを示唆しており、第1章で提示した本研究の目的で

ある、多種共存機構においてアリが関与する相利共生系が果たす役割の解明にも重要な示唆を与えるものである。

第5章では、鱗翅目昆虫を宿主として利用する捕食寄生性昆虫の種構成は、宿主の好蟻性の有無で全く異なること、寄主植物のアリ防衛の強度の違いに関連して著しく異なることを明らかにした。好蟻性の鱗翅目幼虫には、多数の共生アリ個体が随伴して、幼虫に接近する捕食者を含む侵入者を排除することから、アリの防衛行動の強度の変異が捕食寄生性昆虫群集の宿主利用における資源分割を促し、多種の捕食寄生者の共存を支えていることが示唆された。この結果は、第4章と共に、多種共存機構においてアリが関与する相利共生系が果たす役割の解明にも重要な示唆を与えるものである。

第6章では、前章までの結果をまとめ、アリ植物と共生アリ間の相利共生系に生ずる、共生アリによる防衛行動の強度の変異が、この共生系に連なる別の相互作用系である、アリ植物と鱗翅目昆虫との間の被食-植食関係と、鱗翅目昆虫と捕食寄生性昆虫との間の食う-食われる関係のそれぞれに与える影響を総合的に考察している。本研究により、熱帯雨林の動物群集において大きな生物量を占め、様々な生物との間に相利共生系を形成するアリ類が、共生系から派生する植食、捕食などの相互作用系に与える影響を通じて、群集における多種共存を促している可能性を示唆する実証的な根拠が提示された。これらは、本研究の重要な成果であり、熱帯雨林の豊かな生物多様性の維持機構の解明に大きく貢献するものと思われる。

以上のように、本研究は、熱帯の自然誌研究のみならず、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、生物の種間関係から生物の多様性や生態系の安定性に寄与する機構を解明することを研究目的とする人間・環境学研究科相関環境学専攻自然環境動態論講座の方針に合致したものとして高く評価できる。

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、令和6年12月2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：令和 年 月 日 以降