

学 位 論 文 題 名

Ecology and Evolution of Gall-Forming Aphids
of the Genus *Tetraneura* : Coexistence and
Adaptation in Heterogeneous Host Environments

（テトラニウラ属ゴール形成アブラムシの生態と進化

—異質な寄主環境における共存と適応）

学位論文内容の要旨

本論文は8章で構成され、111ページ(文献表を含む)、30表、24図よりなる英文論文である

第1章. 緒言. 特異な生活史・繁殖法を持つアブラムシ類については数多くの生理・生態的研究があるが、進化生態学の観点からみた植物との相互関係についてはなおいくつかの課題がある。とくに、同一寄主植物上における近縁種間の相互関係は十分研究されておらず、またホスト・レース形成のメカニズムも解明されていない。樹木にゴール（虫こぶ）を作るアブラムシには近縁種が同じ場所で同一植物種に寄生するものが多く、上の問題に好適であるとして、ニレ属 *Ulmus* に寄生する *Tetraneura* 属アブラムシを研究材料にとりあげたことを述べている。

第2章. *Tetraneura* 属の分類と生活. 本邦産8種の核型を比較した。 *Tetraneura* では染色体数に変化があり、 *Colopha* を外群に設定すると、染色体数が属内で増加したと考えられた。すなわち、 *Colopha* では $2n=10$ であり、 *Tetraneura* では $12 \rightarrow 14 \rightarrow 16 \rightarrow 18 \rightarrow 22$ の形質傾斜を構成できるとした。また、 *Tetraneura* では性決定システムに2型（XO型とX1X2O型）があり、その一つは *Colopha* と共通であった。これらに基づいて8種間の系統的關係を推定し、また核型において一致する3組の種があることを発見している。札幌で発生する6種について生活環を観察した。ニレ樹上の越冬卵から幹母が5月に生じ、展開しつつある葉芽を刺激してゴールを生成させ、そのなかで単為生殖的に有翅虫を産出する。6月中旬有翅虫は二次寄主であるイネ科植物の根に移動し、無翅虫を産み、以後10月始めまで無翅虫の世代が続く。その後有翅虫が生じ、ニレに移動して雌雄を産む。雌雄は摂食せず4回脱皮して成虫となり交尾する。交尾後雌はニレの樹皮間隙に1個の卵を産む。

第3章. ニレ樹上における *Tetraneura* 属ゴール形成アブラムシの共存と弱い片害共生. 北海道大学構内で247本のハルニレを調べたところ、205本（83.0%）に少なくとも1種のアブラムシがゴールを作っており、113本（45.7%）には複数種のアブラムシが寄生していた。個々の木の上のアブラムシ種構成

は帰無仮説で期待される数値とは有意に異なり、共存あるいは排除する種の組み合わせが認められた。同一葉上での同種または異種ゴールの存在は *T. radicola* と *T. sorini* の繁殖率には影響しない一方、*T. sp. O* [未記載種] の繁殖率を低下させた。前2種はゴールを生じた葉が提供できる資源の小部分しか必要としないと判断された。*T. sp. O* では異種ゴールとの競争が引き起こす繁殖率の低下は同種ゴールの場合での低下を凌駕することではなく、他種との片害共生がこの種を *Tetraneura* 群集から排除するほど強くはないと結論された。*T. radicola*, *T. triangula*, *T. sorini*, *T. fusiformis* の4種では共存するゴールの数に高い相関があったが、最初の2種はとりわけ近い系統関係にあり、新しい寄主への植民なしに同所的に種分化が起こる可能性を考慮せざるを得ないとした。

第4章. ゴール形成アブラムシの種構成を決める要因としての寄主葉出現様式。ハルニレの個々の木では、秋季アブラムシ各種の飛来虫の相対的個体数が調査期間を通じてほとんど一定しており、飛来虫が密に植栽されたニレのなかから特定の寄主を識別できるとした。しかし、6種のうち3種は寄主選好においてよく似ていた。個々の木における種間のゴール密度の相関は基本的には飛来虫の寄主選好によって決まることが示された。春季同温度条件下での孵化時期は6種の間で有意に異なり、各種の平均値は寄主の平均展葉期と相関していた。これらの結果から、秋季飛来虫の寄主選好が個々のハルニレ上の *Tetraneura* 種構成を決め、春季ゴール形成世代での生物季節的適応を引き起こしていると考えられた。

第5章. 同一種アブラムシにおける生殖的成功に影響する要因。1種のアブラムシとハルニレとの間の進化的相互関係を明かにするために2仮説を検証した。まず、葉または芽のサイズの相違がゴール内の繁殖率にかかわるとする仮説は捨てられた。ついで、ゴール形成のタイミングの相違は繁殖率の変異をよく説明した。野外実験では、展開しつつある葉の上で幹母がゴール形成を早く始めるほどゴール内で多くの子を生産した。1本の木の上では幹母の孵化は20日以上続き、異なった位置にある葉芽が孵化時期に応じて選択された。遅く孵化した幹母にとって有利なゴール形成部位は、早くに孵化した幹母にとって有利な部位とは異なっていた。一方、早期の孵化は環境ストレス（気象条件）のため有利ではない。以上のことから、ごく早期または晩期の孵化では繁殖率が著しく低下した。ゴールを誘発しつつある幹母の間に干渉は認められなかったが、これは同一種個体間でも孵化時期に変異があることと関連していると考えられた。

第6章. 時間・空間的環境変動と、1種アブラムシにおける孵化期の変異。ハルニレは木によって出芽期に大きな変異がある。一方、1本の木から採集した卵にも孵化期には大きな変異がある。しかし、7本の木から得た卵を同一条件下でかえして調べた限り平均出芽期と平均孵化期の間には相関は認められなかった。新生幼虫は個々の一次寄主の上で予期せぬ環境にも遭遇することになる。秋季一次寄主上の飛来虫から雌雄を得て交配し、ハーフ・シブ（異母姉妹群）を作り、産まれた卵の孵化期を調べたが、姉妹群間で有意な相違はなかった。これは、小型の個体が極端に遅く孵化することによって家族内に大きな変異が維持されるためであるとした。このような個体が遅く出芽する寄主に適応しており時間的・空間的に多様な環境で有利であることは大いにあり得ると考えられた。対照的に、孵化期の前半に限ってみると高度に有意な相違が見い出された。ここに示唆される大きな遺伝的変異の保持は密度依存性と結び付いた遺伝型対環境の相互作用に帰せられるとした。

第7章. ゴール形成アブラムシの局地的適応とホスト・レースの成立. *T. yezoensis*はハルニレとオヒョウに寄生するが、しばしば同じ場所で両樹種に見い出される。幹母を寄主交換すると平均的適応度は著しく低下し、生理的性質に関して遺伝的分化があることを示した。一方、それぞれの樹種の個体はゴール形成に対する感受性と出芽時期に関して大きな安定した変異がある。各樹種2本ずつから採集した越冬卵を同一温度条件下でかえすと、平均孵化時期は木によって有意に異なっており、孵化の順序は展葉のそれと平行していた。この相違は年によっても変わらず、木を異にするアブラムシ個体群間で遺伝的交流が制限されているとした。片方の樹種でかえった幹母のうち一部の個体は他方の樹種にも適応的であった。これらのことからホスト・レースは分離淘汰のもと進行したとした。

第8章. *Tetraneura*における種分化. 本研究によって得られた知見に基づいて、種分化の諸仮説を検討し、問題点を指摘した。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 高 木 貞 夫

副 査 教 授 阿 部 永

副 査 教 授 飯 塚 敏 彦

学 位 論 文 題 名

Ecology and Evolution of Gall-Forming Aphids of the Genus *Tetraneura* : Coexistence and Adaptation in Heterogeneous Host Environments

(テトラニウラ属ゴール形成アブラムシの生態と進化

—異質な寄主環境における共存と適応—)

本論文は、主として北海道大学構内において、ニレ属に寄生する *Tetraneura* 属アブラムシ 6 種を材料としておこなわれた、種の共存と適応に関する研究をまとめたものである。同一植物に寄生する近縁昆虫種間の相互関係は生態学、進化学においてのみならず昆虫管理の点からも重要な課題であるが、樹木にゴール（虫こぶ）をつくるアブラムシには同じ場所で同一植物種に寄生するものが多く、上の問題に好適であるとして、ニレ属に寄生する *Tetraneura* 属アブラムシを研究材料にとりあげた。

まず本邦産 8 種の *Tetraneura* 属アブラムシの核型を比較研究した結果について述べている。 *Colopha* 属を外群に設定すると、 *Tetraneura* 8 種では染色体数増加の形質傾斜が構成できるとし、また性決定システムに 2 型（XO 型と X1X2O 型）があり、そのうちの一つは両属に共通するとした。これらに基づいて 8 種間の系統関係を推定し、また核型において一致する 3 組の種があることを発見している。札幌に発生する 6 種について生活史の季節的推移を明かにし、これらのアブラムシがハルニレまたはオヒョウを第一次寄主とし、ある種のイネ科植物を第二次寄主として初夏と晩秋に寄主間移動をおこなうことを述べている。

ついで、ハルニレ上でのゴールの共存について調査した結果を述べている。北海道大学構内で調べた 247 本のハルニレのうち、205 本（83.0%）に少なくとも 1 種のアブラムシがゴールを作っており、113 本（45.7%）には複数種のゴールがあった。個々のハルニレ樹上のアブラムシ種構成は帰無仮説で期待される数値とは有意に異なり、共存する種の組み合わせが認められた。同一葉上での同種または異種ゴールの存在は、ある 1 種がかかわる場合を除いて、繁殖率に影響せず、各種はゴール葉が提供できる資源の小部分しか必要としないと考えられた。例外的な 1 種の場合でも異種ゴールとの競争が引き起こす繁殖率低下は同種ゴールの

場合での低下を凌駕することではなく、この種をゴール群集から排除するほど強力な片害共生ではないとされた。

個々のハルニレ樹上で秋季飛来虫の相対的個体数が年によって変わることはほとんどなく、密に植栽されたニレのなかから特定の寄主が識別されたとした。また春季同温度条件下での孵化時期は6種間で有意に異なり、各種における平均値は寄主の平均展葉期と相関していた。これらから、秋季飛来虫の寄主選好が個々のハルニレ上の *Tetraneura* 種構成を決め、春季ゴール形成世代での生物季節的適応を引き起こしていると考えられた。

葉または芽のサイズの相違がゴール内の繁殖率に関わるとする仮説を検討してこれを捨て、代わって、ゴール形成のタイミングの相違は繁殖率の変異をよく説明するとした。すなわち、展葉上でゴール形成が早く始まるほどゴール内での繁殖率が高くなった。早期の孵化は環境ストレスのため不利となる一方、同一樹上で同一種の孵化は20日以上にわたり、異なる位置にある葉芽が孵化時期に応じて選択された。遅い時期に形成されたゴールでも遅く展開した葉では高い繁殖率を示した。

ハルニレは木によって出芽期に大きな変異がある一方、同一の木から採集した同一種アブラムシの卵にも孵化期に大きな変異がある。しかし、平均出芽期と平均孵化期の間には相関は認められなかった。実験的にハーフ・シブ（異母姉妹群）を作り、産まれた卵の孵化期を調べたところ、孵化期の前半に限ってみると姉妹群間に高度に有意な相違が見い出されたにもかかわらず、全期間を通じてみると相違は有意ではなかった。これは小型の個体が極端に遅く孵化するためで、これによって同一家族内に大きな変異性が維持され、時間的・空間的に多様な環境に適応的に対処していると結論された。

Tetraneura の1種はしばしば同じ場所でハルニレとオヒョウに寄生する。寄主交換実験により、生理的性質については寄主によって遺伝的分化があることが示された。越冬卵を同一温度条件下でかえすと、平均孵化時期は樹種と寄主個体によって有意に異なり、孵化の順序は展葉のそれと平行していた。これは年によっても変わらず、寄主を異にするアブラムシ個体群間で遺伝的交流が制限されていると考えられ、分離淘汰の作用が示唆されるとした。

最後に本研究によって得られた知見に基づき、*Tetraneura* 属アブラムシの進化への種分化諸仮説の適用を検討し、問題点を指摘している。

同一植物上に共存する近縁昆虫種は従来生態・進化学説においてはむしろ例外的な現象とされ、十分な研究がない。本研究は周到な実験と統計解析により、アブラムシが寄主植物の時間的・空間的な多様性に適応的に対応していることを明かにし、このことが同一葉上におけるゴール密度を一定限度内に制限し、競争を回避させて近縁種の共存を可能にしていることを示したものであり、応用生態学の分野でも有意義な知見を提供している。研究の一部はいくつかの国際誌に発表され、高い評価を得ている。よって審査員一同は、別におこなった学力確認試験の結果と合わせて、本論文の提出者秋元信一は博士（農学）の学位を受けるのに十分な資格があるものと認定した。