

学 位 論 文 題 名

Effect of host plant heterogeneity on host utilization
by herbivorous ladybird beetle,
Epilachna pustulosa (Coleoptera: Coccinellidae)

(寄主植物の異質性がエゾアザミテントウの食草利用に及ぼす影響)

学位論文内容の要旨

食植性の昆虫は特定の植物種(群)を食草としている。ある昆虫が1種の植物に依存する一方で、別の昆虫は複数の植物種を食草としている。昆虫が複数の食草を利用する場合、そこには生態学的あるいは進化学的な理由が存在するはずである。さらに、1種類の食草も昆虫にとっては必ずしも一様な餌資源ではなく、様々に変異する異質性の高い餌資源となっていることが近年明らかになってきた。そこで、特定の食植性昆虫とその複数種の食草との関係を、食草の種内変異に注目しながら室内実験と野外調査の両方を通じて明らかにする研究をおこなった。このような総合的な研究例は今までにほとんど知られていない。

札幌近郊にはエゾアザミテントウ(以下、エゾ)が分布しており、チシマアザミ(キク科、以下アザミ)とルイヨウボタン(メギ科、以下ルイヨウ)の2種の多年性植物を食草としている。本研究では、2種の食草の種内変異がエゾの食草利用に与える影響を調べ、生態学的・進化学的な考察をおこなった。2種の食草の生育環境は異なっている。アザミが明るい林縁や草地から林床や湿地に至る幅広い環境に自生するのに対し、ルイヨウはほぼ例外無く湿った林床に見られる。ルイヨウのみに依存するエゾの集団は知られていないことから、エゾの主要な食草はアザミであると考えられる。

学位論文は5章に分かれている。

1章では、2種の食草が自然条件下でどのように変異するかを、エゾの摂食・成育を指標として実験条件下で追求した。両食草にはエゾの摂食・成育に影響する種内変異が確かに存在した。つまり、エゾにとって両食草の品質はばらついていると考えられる。品質のばらつきはルイヨウよりもアザミで顕著に大きかった。また、両食草の種内の品質のばらつきは種間の品質の違いを覆い隠すほど大きかった。アザミにおいては品質が地域ごとに異なっていることも示唆された。

アザミでは、雌成虫は幼虫の成育にとって高品質な葉を好むことが示唆された。しかし、2種の食草にまたがってそのような関係が存在するか否かを結論づけることはできなかった。

2章では、エゾの摂食・成育に影響する食草の種内変異要因を実験条件下で吟味した。まず、生育環境の違いが食草としての品質のばらつきを生じさせるかどうかを、2種の食草を様々な日射条件下において調べた。アザミでは、雌成虫がより強い日射条件においた葉を好む傾向が確認された。幼虫の生存率もそのような葉で高かった。これらの結

果は、アザミの品質が生育環境の違いによって大きく変化することを示している。一方、ルイヨウでは、ある特定の日射条件においた葉で幼虫を飼育すると羽化成虫が小型化することが示唆された。しかし、札幌近郊でルイヨウが自生する林床の日射条件を考慮すると、自然条件下ではルイヨウ上でのエゾの成育阻害は起こりにくいと考えられた。

次に、アザミの種内変異が遺伝的なものかどうかを調べた。1章で食草としての品質の違いが著しかったアザミ2個体を実験圃場に移植し、摂食試験と幼虫の飼育をおこなった。成虫の選好性に関する品質の違いは移植後も維持されていた。しかし、幼虫の成育に影響する品質は、移植後にその違いが小さくなることが示唆された。これらの結果は、アザミの個体間の品質の違いは部分的には遺伝的なものであることを強く示唆する。

3章では、葉の炭素／窒素含有量・厚さ・水分量などの分析を通じて、食草の葉質のばらつきを調べた。両食草とも、葉質は個体内では比較的均質であったが季節的には大きく変動した。生育場所の光環境と葉質を測定したところ、アザミでは光環境の違いに対応した著しい葉質の変異が検出された。しかし、ルイヨウは非常に限られた光環境に自生しており、光環境に対応した葉質の変異は無かった。また、測定したほとんどの形質に関して、葉質の変異幅はルイヨウよりもアザミで大きかった。

4章では、エゾが自然条件下において2種の食草をどのようにして選んでいるかを、方形区(190m×80m)を設定して調べた。両食草とも方形区内では集中分布を示し、特定の環境条件を好んで自生していることが明らかになった。特にルイヨウは例外無く林縁から林床にかけて非常に密集して自生していた。エゾは、そのような集中分布を示す両食草のうちで特定の個体を選んで利用するといった集中分布を示した。エゾの集中の程度はアザミ上でより大きかった。アザミに関しては、エゾは明るく乾いた場所の個体、その中でも密集した群落に属する個体を好んで利用していた。一方、ルイヨウは常に密集していたために生育場所の環境条件の解析には失敗したが、エゾはより密集した群落に属する個体を好むことが明らかになった。

5章では、1章で示唆されたアザミの品質の地域間での違いを生じさせている要因を追求した。地域間での品質の違いが遺伝的であるかどうかを調べるため、3地域から採集したアザミを実験圃場に移植し、同一の環境条件下で生育させた。それらのアザミ個体の葉を材料としてエゾの摂食試験・幼虫飼育および葉質測定をおこなったところ、品質に関する遺伝的な差異はアザミ個体間では検出されたが、アザミの地域集団間での遺伝的分化を支持する結果は得られなかった。また、アザミの成長パターンは3地域間で異なっていることが野外調査の結果から示唆された。以上の結果は、地域間での品質の違いが遺伝的なものではなく、地域ごとの環境の違いによって生じていることを強く示唆する。しかし、アザミを同一の環境条件下で生育させても依然として十分な変異が検出されたことから、地域間での品質の違いを環境要因のみで説明することは難しい。

以上1～5章の結果から、エゾの食草選択にはアザミの異質性がとりわけ重要な役割を果たしていることが強く示唆された。従って、総合考察では主にアザミの種内変異に注目し、1)エゾの食草の異質性の性質、2)エゾが食草選択において直面する問題点、および、3)エゾの少食性の進化／維持要因としての食草の異質性について考察をおこなった。一連の結果から、エゾの食草としてのアザミの異質性には遺伝子型－環境の相互作用が強く関与しており、安定した環境下ではアザミは比較的均質であるが、不安定な生息地では葉の品質がばらつくことが考えられた。札幌近郊ではエゾは秋口に例外無く餌不足にみまわれる。エゾは季節の始めには安定した環境下に自生するアザミだけを利用できるが、季節的なアザミの現存量の減少にともない、林床／林内という不安定な生息地に生える、品質が低く不安定なアザミも利用することになる。このようなアザミを利用することを通じて、林床植物であるルイヨウボタンの利用が促されていると考えられる。

アザミは様々な環境に自生し、品質が不安定だが量的に潤沢な餌資源である。一方、ルイヨウは特定の環境を好み品質的には安定だが量は少ない。このような食草の様々な特性の違いが、エゾアザミテントウがチシマアザミとルイヨウボタンの両方を利用するという食性の進化／維持に重要な役割を果たしてきたと結論された。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 片 倉 晴 雄

副 査 教 授 馬 渡 駿 介

副 査 教 授 増 田 道 夫

学 位 論 文 題 名

Effect of host plant heterogeneity on host utilization by herbivorous ladybird beetle, *Epilachna pustulosa* (Coleoptera: Coccinellidae)

(寄主植物の異質性がエゾアザミテントウの食草利用に及ぼす影響)

食植性昆虫と緑色植物は、それぞれが種数にして既知の生物のうちの約4分の1を占めると推定されている。したがって、食植性昆虫と植物の「食うものと食われるもの」の関係は、現在の地球上に見られる生物間の、あらゆる相互関係の中の非常に大きな部分を占めると言うことができる。「寄主特異性」・「親の食草選択と選ばれた植物上での子の成育の相関の有無」といった、食植性昆虫とその食草との相互関係に関する知見は、今日の地球上でみられる生物の多様性をもたらしてきた進化そのものを理解する上で必須のものであり、様々な観点から多くの研究が行われてきた。

これらの従来の研究のほとんどは、ある植物種の品質が種内で一定である事を暗黙の仮定としている。しかし、近年徐々に明らかになってきたように、1つの種に属する植物でも、その個体または地域集団間で、昆虫の食草としての品質は大きくばらつくと考えられる。したがって、食植性昆虫の食草利用には植物の種間の違いだけでなく、植物の種内変異もまた大きな影響を与えていると予想されるが、この問題を体系的に研究した例はほとんど無い。

本研究は、このような状況のもとに、エゾアザミテントウとその寄主植物であるチシマアザミとルイヨウボタンを取り上げ、2種の植物の種内変異を詳細に検討し、その様相、それを引き起こす要因、およびこれらの種内変異がエゾアザミテントウの食草選択に及ぼす影響について明らかにしたものである。

まず、申請者は、一連の室内実験によって以下の点を明らかにした。1) 自然条件下に生育する2種の食草にはエゾアザミテントウの摂食・成育に影響を及ぼす品質に種内変異が存在し、その変異の規模はルイヨウボタンよりもチシマアザミで大きい。ルイヨウボタンの品質は、もっとも高品質のチシマアザミよりは劣るが、低品質のチ

シマアザミよりは優れている。2) テントウ雌成虫は幼虫の成育が良好な葉を好む傾向がある。3) 2種の食草のいずれも、葉の品質はその生育環境の違いによって変化し得る。4) しかし、チシマアザミに関しては個体間の品質の違いは部分的には遺伝的なものである（ルイヨウボタンに関しては未確認）。

一方、野外調査と葉質分析の結果からは、以下の3点が明らかにされた。1) ルイヨウボタンは暗い林縁／林床という非常に限定された環境に生育し、チシマアザミは林床、林縁から草地、湿地に至る幅広い環境に生育する。2) チシマアザミには生育環境の違いに対応した顕著な葉質の変異がみられる。3) 自然条件下では、エゾアザミテントウは2食草の特定の個体（チシマアザミに関しては、明るく乾いた場所の個体、その中でも密集した群落に属する個体、ルイヨウボタンに関しては、より密集した群落に属する個体）を選んで利用する。

以上の結果から、申請者は以下の結論を導いた。

1) チシマアザミとルイヨウボタンは、エゾアザミテントウにとって、品質が大きくばらつく一連の餌資源となっている。これは主にチシマアザミの品質が大きくばらつくためである。

2) エゾアザミテントウはそのような変異系列の中から、植物の分類学的な違いとは無関係に、幼虫の生存により適した食草の「個体」を選んで利用している。

さらに、申請者は、上記の結論と、2種の植物の質・量の季節変化、および植物の品質の地域間の差異に関する知見を総合し、様々な環境に生育し、品質のばらつきが大きく、現存量も大きいチシマアザミと、限定された環境に生育し、品質が相対的に均一で、現存量の少ないルイヨウボタン、という対照的な生態を持つ2種の植物をエゾアザミテントウが併用していることの適応的な意味についての考察を行い、地域群集レベルにおけるテントウと食草の相互進化について興味深い仮説を展開している。

以上のように、本研究は、食植性昆虫とその食草との相互関係の理解の進展に著しい貢献をする成果をあげたものとして評価される。また、本研究は、食草の種内変異に着目した数少ない研究例の1つとして位置付けることができる。

よって審査員一同は、申請者が北海道大学博士（理学）の学位を授与される資格のあるものと認めた。