

学 位 論 文 題 名

Selective Pressures on Clutch Size Determination
in a Leaf-mining Moth (*Paraleucoptera sinuella*)

(潜葉性鱗翅目ポプラシロハモグリ
のクラッチサイズ決定に関与する自然選択要因)

学位論文内容の要旨

クラッチサイズは生物の生存や繁殖を決定する重要な生活史形質であるため、その決定機構は生態学における重要なテーマのひとつである。昆虫におけるクラッチサイズの決定機構は主に寄生バチやチョウ類などの限られたグループで研究がなされてきた。潜葉性の昆虫では幼虫の餌資源は一般に1枚の葉に限られているので、クラッチサイズは幼虫間の競争を回避するために葉のサイズに依存して決定されているものと予想される。しかし、潜葉性の昆虫に関してはクラッチサイズを扱った研究例が少ないため、その決定機構はほとんど解明されていない。本研究では、ヤナギ科植物を利用する潜葉性鱗翅目のポプラシロハモグリ (*Paraleucoptera sinuella* Reutti) をもちいてクラッチサイズの決定機構を寄主植物、競争者、天敵の3栄養段階システムにおける相互作用と産卵メスの適応度の観点から明らかにした。ここでは「クラッチサイズ」とは1匹のメスが1回の産卵行動で産みおとす卵数 (= 1卵塊あたりの卵粒数) のことをさす。

第1章では、4種のヤナギ科植物に産卵されたクラッチのサイズ変異が調査された。これらの4種の植物のうち2種は幼虫が発育することのできない非寄主植物であるが、ポプラシロハモグリのメスはしばしばそれらの植物にも産卵をおこなう。野外での観察の結果、産卵する植物の種類によってクラッチサイズは異なり、そのクラッチサイズは産卵された葉のサイズに対して正の相関をもつことが明らかになった。この傾向は非寄主植物のうち1種においても確認された。そのため、産卵メスは寄主・非寄主植物に関わらずに葉のサイズに応じてクラッチサイズを調節して産卵している可能性がある。さらに、そのようなクラッチサイズ決定における至近的な要因を明らかにするため、それら4種類の植物をもちいて産卵実験をおこなった。実験は、植物がもつ産卵刺激のうち化学的な刺激を物理的な刺激から分離して検出できるようにデザインされた。その結果、産卵メスは寄主植物の葉の揮発性成分に反応してより多くの産卵をおこなったが、クラッチサイズは揮発性成分の影響をうけなかった。このことより、産卵メスは寄主植物の認識とクラッチサイズの決定をそれぞれ化学的な刺激と物理的な刺激をてがかりにしていることが考えられた。しかし、そのような産卵行動の決定に植物の葉の表面に存在する化学物質を利用している可能性も残された。

第2章では、産卵メスによるクラッチサイズの調節がどのような利益をもたらすのかについて、寄主植物の1種であるエゾノカワヤナギ (*Salix miyabeana* Seemen) において、野外でみられたクラッチサイズの解析とクラッチメンバーの適応度を調べる野外実験で明らかにした。まず第

1章で得られたデータをもとに、クラッチサイズと重複産卵、および環境収容力との関係が明らかにされた。このハモグリガの卵塊は葉間で集中分布しており、大きい葉では重複産卵され

る頻度が高かった。このことから、産卵メスは既産卵の葉に対する産卵を避ける傾向がないことが示唆された。実際に観察されたクラッチサイズは、産卵された葉の環境収容力より小さく、そのような傾向は特に大きい葉に産卵されたクラッチにおいてみられた。ここでいう環境収容力とは、このハモグリガの幼虫が成虫になるまでに必要な餌量から推定された理論的な葉あたりの産卵数のことである。大きい葉に産まれたクラッチは重複産卵である可能性が高いため、そこでみられた環境収容力より小さいクラッチサイズは、産卵メスが既存の卵に反応してクラッチサイズを小さく調節しているからかもしれない。数理モデルをもちいた理論的な研究では、そのような行動が進化することが実証されている。次に卵から成虫までの生存率と成虫の体サイズが産卵密度によってどのように影響をうけるのかを明らかにするため、野外操作実験をおこなった。実験では野外での産卵密度を考慮し、強制産卵および卵の取り去りによって葉面積あたりの卵密度を調節し、袋掛けによる天敵排除区を設定することで潜葉幼虫間の競争と天敵の攻撃との相対的な影響を評価した。その結果、天敵の存在に関わらず密度依存的な未成熟葉の落葉による幼虫の死亡と消費型競争または植物の誘導防御反応が原因と思われる成虫の体サイズの減少がみられた。その一方、密度逆依存的な卵期の死亡が検出された。ハモグリガの卵密度に関連した天敵の明確な影響は検出できなかった。これらのことより、成虫までの生存率と成虫の体サイズから推定した各密度における相対適応度は中間の密度区で最も高くなり、それは野外で最も高い頻度で観察された密度と一致した。このことより、産卵メスがこの密度におさまるようにクラッチサイズを調節して産卵していること、またその調節がクラッチメンバーが高い適応度を得るために有効であることが示された。しかし、重複産卵は明らかな適応度の減少をもたらすためクラッチメンバーの適応度の観点からはその行動は説明できなかった。

第3章では、クラッチサイズの決定において対立する選択要因の影響を数理モデルをもちいた理論的な解析で明らかにした。まず、第2章で得られたデータをもとに、それぞれのクラッチサイズにおいて期待されるクラッチあたりの適応度と産卵メス1個体が生涯で最大いくつのクラッチを産むことができるかを推定した。次に最適モデルによって、産卵場所の探索中の産卵メスの生存率が異なる場合と重複産卵の頻度が異なる場合において産卵メスあたりの適応度がどのように変化するかを計算し、最適クラッチサイズを予測した。その結果、産卵場所探索中のメスの生存率が低くなると、産卵メスは大きなクラッチサイズで産卵する戦略が有利であることが予測された。また、重複産卵が頻繁におきる状況下では小さいクラッチサイズが有利であることも予測された。そのため、産卵メスはこれらの最適なバランスのうえでクラッチサイズを決定しているはずである。これらの結果から予測されたエゾノカワヤナギにおける最適なクラッチサイズは2で、それは野外で最も高い頻度で観察されたクラッチサイズと一致した。しかし、この予測は産卵場所探索中のメスの生存率が95%以上であることが条件であり、野外におけるこの生存率はまだ確認されていない。

以上のことから、ポプラシロハモグリにおけるクラッチサイズの決定機構は、クラッチメンバーの適応度を明らかにした野外での操作実験と産卵メスあたりの適応度を予測したモデル式をもちいた理論的な解析から明らかにされた。このような複数の要因間のトレードオフを考慮してクラッチサイズの決定機構を説明するアプローチは他種の昆虫においても有効であろう。今後のさらなるクラッチサイズの決定機構の理解には、モデル式による理論解析に依存している要因間のトレードオフを実際に検出できるような巧妙な研究デザインが必要とされる。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 戸 田 正 憲

副 査 教 授 木 村 正 人

副 査 教 授 東 正 剛

副 査 教 授 大 串 隆 之 (京都大学生態学研究センター)

学 位 論 文 題 名

Selective Pressures on Clutch Size Determination in a Leaf-mining Moth (*Paraleucoptera sinuella*)

(潜葉性鱗翅目ポプラシロハモグリの

クラッチサイズ決定に関与する自然選択要因)

クラッチサイズは生物の繁殖および生存過程に大きな影響を与える重要な生活史形質のひとつであるため、従来から鳥類、ほ乳類、魚類、昆虫類のさまざまな分類群にわたり、その決定機構および進化について多くの研究がなされてきた。申請論文はクラッチサイズの決定機構がまだあまり解っていない潜葉性昆虫の1種、ポプラシロハモグリ（鱗翅目ハモグリガ科）のクラッチサイズの決定機構を明らかにしたものである。

論文は3章から構成されている。第1章では、産卵メス成虫による寄主植物の認識機構とクラッチサイズの決定機構の違いを野外観察と室内産卵実験により明らかにした。これにより寄主認識には植物の種特異的な揮発性成分が重要な役割を果たしており、一方、クラッチサイズは産卵する葉のサイズによって調節されていることが明らかになった。これまでの研究では寄主植物の認識機構とクラッチサイズの決定機構の違いに十分な注意が払われておらず、両者を比較できる形でおこなわれた研究はほとんどない。本研究がその違いの重要性を明らかにしたことは、高く評価される。第2章では、クラッチサイズの決定に関与する自然選択要因を明らかにした。一般に、野外において昆虫の生存過程や死亡要因を推定することはきわめて困難である。しかし、申請者は潜葉性昆虫の生活特性を活かした巧妙な野外操作実験を用いて、それを可能にした。この野外実験において特に評価できる点は、植食性昆虫のクラッチサイズの決定要因を寄主植物－競争者－天敵よりなる3者系に位置づけ、これらの相対的な影響の重要性が評価できるように計画されたことである。これは、ある特定の要因にのみ注目しておこなわれてきた植食性昆虫のクラッチサイズの研究に、新たな視点を与えるものである。第3章では、第1章および第2章で示されたパラメータを用いて、数理モデルを使用して産卵をおこなう母親の生涯適応度を評価し、

最適なクラッチサイズを推定した。本来、生活史形質の淘汰の議論は、子供の適応度だけでなく親の適応度の評価も用いて初めて意味を持つ。しかし、そのように両面から適応度を評価してクラッチサイズを議論した研究はほとんどなく、その点に関しても本研究は高く評価される。これにより、自然界で観察されるクラッチサイズが適応度を最大にするクラッチサイズの期待値と一致することを明らかにした。

以上の研究によって、ポブラシロハモグリのクラッチサイズを決定する自然選択要因が明らかにされ、この種のクラッチサイズの決定は最適戦略の考え方により非常に良く説明できることが示された。この研究は、クラッチサイズ決定機構を議論するうえで複数の要因の相対的な重要性を評価することの有効性を実証したものであり、従来、それぞれの種で事例研究的におこなわれてきたクラッチサイズの決定機構の一般化にむけての貢献が大きいと考えられ、その意義は高く評価される。

さらに、申請者は本研究において、1) 野外での観察によるパタンの抽出、2) 操作実験によるメカニズムの解明、3) 数理モデルによる予測という複合的なアプローチを明確な目的を持って計画し実行したことは高く評価される。また、論文の一部は、既に投稿論文として国際誌に受理されており、他に参考文献として添えられた2編は国内の権威ある学術誌に公表されたものである。

審査員一同は、これらの成果を高く評価し、また大学院課程における研鑽や取得単位なども併せ申請者が博士（地球環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判断した。