

博士（地球環境科学） 高橋一男

学位論文題名

Spatial Aggregation and Coexistence of *Drosophila*

(ショウジョウバエにおける空間的集中と共存)

学位論文内容の要旨

集中分布モデルによれば、短命、パッチ状資源において、卵（もしくは幼虫）が集中分布し、かつ種間の卵の分布は独立であるとき、それらの種は共存可能である。このモデルの妥当性はこれまでに室内実験、野外実験など、様々な手法で検証されてきた。本学位論文では、このモデルに関する未解明の仮定やメカニズムについて、野外調査、室内実験およびシミュレーションにより検討を加えた。

第1章では、キノコ食昆虫の共存における、空間的集中と資源分割の相対的重要性を調べた。野外より採集された37種、124個のキノコパッチから、3275個体の双翅目昆虫と、11個体の鱗翅目昆虫の羽化個体が羽化した。同定可能なレベルが分類群により異なるため、以下の3つのレベルで解析を行った；1) 全ての分類群を用いた群集全体の安定性、2) ショウジョウバエ科を用いた、種の共存可能性、3) キノコショウジョウバエ属とショウジョウバエ属の種間の共存可能性。その結果、群集全体では、空間的集中と資源分割の両方が群集の安定性に寄与しており、空間的集中の寄与の方がより大きかった。それに対して、ショウジョウバエ科の昆虫の共存には、空間的集中のみが寄与していた。もっとも、資源分割は、キノコショウジョウバエ属およびショウジョウバエ属内の種ペアによりも、異なる属の種ペアの共存において、より寄与が大きかった。これらの結果より、空間的集中と資源分割の相対的重要性は、群集を構成する種の系統的距離や、群集に含まれるギルドの多様性に依存して決定されることが示唆された。

このように、パッチ状資源を利用する多くの昆虫は集中分布するが、では卵の空間分布に影響する要因としてはどのようなものがあるのだろうか。第2章では、*Drosophila simulans*, *D. auraria* と *D. immigrans*を用いた室内実験により、資源パッチの空間分布様式（一様、パッチ状、集中）が、種内の卵の空間的集中、種間の卵の空間相関に及ぼす影響を調べた。資源パッチの配置されたケージに、一種ずつ、もしくは二種ずつ導入し、24時間産卵させ、各パッチ上の卵数を調べた。解析は、空間的集中の指數(J)、空間相関の指數(O)、そして、Ripleyの K 関数に基づいた L 関数を用いて行った。その結果、卵の空間分布は、種、資源パッチの配置パターンによらず、常に集中していた。空間的集中の程度は、資源パッチの配置パターンに有意に影響を受け、集中配置の時に、一様、パッチ状配置の時と比べて、より弱くなっていた。また、卵の集中の生じる空間スケールは、常に個々の資源パッチのスケールを超えていた。このことは、産卵メスが集中分布をしていることを示している。一方、種間での卵の空間相関は無いか、非常に弱かった。このことは、卵の分布は種間で独立であることを示している。

上記の研究より、資源パッチの分布様式は卵の分布に影響することが明らかになったが、こうした現象を説明するモデルとして移動コスト仮説が提出されている。この仮説によれば、資源パッチ間の移動距離が増えるとクラッチサイズが大きくなり、その結果、空間集中度が高まるとされる。しかし、どのようなメカニズムでクラッチサイズが大きくなるかについては不明な点が多い。第3章では、このメカニズムについて新たな仮説を提案し、その検証を行った。この仮説では、以下の2点を仮定する：1) 保有卵数（卵巣内の成熟卵数）は、資源パッチ間移動中に増加する、2) 成熟卵を卵巣に保持し続けることには、リスクが伴う。これらの仮定に基づくと、新しい資源パッチに到達したメスは、移動中に蓄積した成熟卵を産むと考えられ、卵の空間的集中を強めることが予想される。この仮定を検証するために、仮説から導かれる以下

の4つの予測を調べた：1) 保有卵数は、産卵基質の除去により増加する，2) 保有卵数の増加は、メスにとって有害である，3) 産卵速度は、一時的な産卵基質の除去により増加する，4) 卵の空間分布は、一時的な産卵基質の除去により、より集中する。これらの全ての予測は、上記3種のショウジョウバエを用いた室内実験により、支持された。

では、卵が集中分布することに適応的意義はあるのであろうか。この問題に関し、第4章ではAllee効果の有無を上記3種に加え*D. suzukii*と*D. rufa*を用いて調べた。Allee効果とは個体密度が高くなると生存率が上昇する現象を指し、もしこの効果があるなら卵を集中させることは適応的と言える。実験では、さまざまな数の卵を資源基質上に接種し、蛹化個体数とそのサイズを調べた。そして各サイズクラスの蛹の生涯産卵数を調べ、接種した卵あたりの生涯産卵数を算出することにより、密度が生涯産卵数に及ぼす影響を査定した。その結果、Allee効果はどの種においても認められなかった。本章では、また、同様な実験により種間関係についても調べた。その結果、片方の種の密度が著しく高い時のみ、種間競争の効果が検出された。この結果より、種間競争が弱いこと考えられた。また、種間関係は非対称で、*D. simulans*が、*D. rufa*と*D. immigrans*に与える影響は有意に負であったが、*D. rufa*もしくは、*D. immigrans*が*D. simulans*に与える影響は有意ではなかった。

種内での卵の空間的集中と種間での卵の独立した分布は、種の共存を促進するが、これまでの多くの研究では、卵の分布を直接調べず、羽化個体の分布を用いて推定されることが多かつた。しかし、種内、種間競争は、同種、他種の羽化個体数を減少させ、羽化個体を用いた卵の空間分布の推定にバイアスを生じさせる可能性がある。本章では、シミュレーションモデルとショウジョウバエを用いた室内実験により、どのようなバイアスが生じるのかを調べた。シミュレーションモデルでは、異なる空間的集中度で分布する卵からの羽化個体の分布を、異なる強さの種内、種間競争下で比較した。室内実験では、産卵ケージを用いて、卵の空間的集中、種間での空間相関を測定した。その後、各資源パッチからの羽化個体数を、卵密度－生存率の関係から推定し、卵の空間的集中、空間相関と、推定された羽化個体の空間的集中、空間相関とを比較した。その結果、シミュレーションモデルと室内実験のいずれにおいても、羽化個体データを用いた卵の空間的集中度、空間相関の推定は、過小評価になることが示された。このような過小評価は、資源の追加処理による種内、種間競争の緩和によって、改善することが可能と考えられた。

学位論文審査の要旨

主査 教授 木村正人

副査 教授 戸田正憲

副査 助教授 野田隆史

学位論文題名

Spatial Aggregation and Coexistence of *Drosophila*

(ショウジョウバエにおける空間的集中と共存)

短命でパッチ状の資源、たとえば果実、キノコ、糞などにおいては、多数の種が共存していることが知られている。このような生物の共存を説明するため集中分布モデルが提出されており、このモデルの妥当性は室内実験、野外実験など、様々な手法で検証されてきたが、未解明な仮定やメカニズムもまだ少くない。申請者は、このモデルに関する未解明の仮定やメカニズムについて、野外調査、室内実験およびシミュレーションにより検討を加えた。

まず、申請者は、キノコ食昆虫の共存における、空間的集中と資源分割の相対的重要性について調べた。その結果、群集全体では、空間的集中と資源分割の両方が群集の安定性に寄与しており、空間的集中の寄与の方がより大きかった。それに対して、ショウジョウバエ科の昆虫の共存には、空間的集中のみが寄与していた。もっとも、資源分割は、キノコショウジョウバエ属およびショウジョウバエ属内の種ペアによりも、異なる属の種ペアの共存において、より寄与が大きかった。このように、空間的集中と資源分割の相対的重要性は、群集を構成する種の系統的距離や、群集に含まれるギルドの多様性に依存していることが明らかになった。

次に、申請者は、卵の空間分布に影響する要因について、ショウジョウバエ3種を用いた室内実験により、検討を加えた。実験の結果、産卵メスの集中分布が、卵の空間分布に寄与していることが示された。また、この実験により、資源パッチの分布様式が卵の分布に影響することが示された。そこで、こうした現象を説明するモデルとして提出されている移動コスト仮説の検証も行った。申請者は、産卵基質の除去が移動中の状況と同様であると仮定し、仮説から導かれる以下の4つの予測を調べた、1) 保有卵数は産卵基質の除去により増加する、2) 保有卵数の増加はメスにとって有害である、3) 産卵速度は一時的な産卵基質の除去により増加する、4) 卵の空間分布は一時的な産卵基質の除去によ

り、より集中する。これらの全ての予測は、3種のショウジョウバエを用いた室内実験により、正しいことが示され、資源の分布様式が多種の共存に影響することが明らかになった。さらに、本実験により、クラッチによる産卵も卵の集中分布に寄与することが示唆された。

では、卵が集中分布することに適応的意義はあるのであろうか。この問題に関し、申請者は Allee 効果の有無を 4種のショウジョウバエを用いて調べた。Allee 効果とは個体密度が高くなると生存率が上昇する現象を指し、もしこの効果があるなら卵を集中させることは適応的と言える。実験の結果、Allee 効果はどの種においても認められず、卵が集中分布することに適応的意義があるにしても、それは、Allee 効果によるものではないことを示した。申請者は、同様な実験により種間関係についても調べ、片方の種の密度が著しく高い時のみ、種間競争の効果が見出されることを示し、ショウジョウバエでは種間競争が弱いと推測した。また、申請者は種間関係は非対称であることを見出した。

このように種内での卵の空間的集中と種間での卵の独立した分布は、種の共存を促進するが、これまでの多くの研究では、卵の分布を直接調べず、羽化個体の分布を用いて推定されることが多かった。しかし、種内、種間競争は、同種、他種の羽化個体数を減少させ、羽化個体を用いた卵の空間分布の推定にバイアスを生じさせる可能性がある。そこで申請者は、シミュレーションモデルとショウジョウバエを用いた室内実験により、どのようなバイアスが生じるのかについて調べた。その結果、シミュレーションモデルと室内実験のいずれにおいても、羽化個体データを用いた卵の空間的集中度、空間相関の推定は、過小評価になることが示された。このようなバイアスは、資源の追加処理による種内、種間競争の緩和によって、改善することが可能と考えられた。

以上のように、申請者は、ショウジョウバエの共存には各種の卵が集中分布することが大きく寄与していること、卵の集中分布にはクラッチによる産卵と産卵メスの集中分布が寄与していること、クラッチによる産卵は資源間の移動コストが高いために生ずること、そして、卵の分布パターンを羽化成虫の分布パターンから推測する場合、集中度を過少評価する可能性があること、を明らかにした。審査委員一同は、これらの成果は、多種共存機構、すなわち生物多様性の維持機構を理解する上で重要であると認めるとともに、申請者は研究者として誠実かつ熱心であること、また、申請者の大学院課程における研鑽や取得単位なども併せて考慮し、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定した。