

学 位 論 文 題 名

Phylogeny and evolution of gall-forming aphids of  
the tribe Eriosomatini (Aphididae: Eriosomatinae)  
associated with *Ulmus* and *Zelkova* (Ulmaceae)

(ニレ属およびケヤキ属（ニレ科）に虫こぶを形成する Eriosomatini 族  
アブラムシの系統と進化（アブラムシ科：タマワタムシ亜科））

学位論文内容の要旨

植食性昆虫は、寄主植物とともに多様化と進化を遂げてきた一群である。植食性昆虫と寄主植物との進化的な関係を理解するためには、植食性昆虫の系統樹を構築し、得られた系統樹に基づいて寄主植物や生活環などの進化系列を推定することが重要である。さらに、生物地理学的情報、寄主植物の系統仮説や化石記録などと組み合わせることで、植食性昆虫の包括的な進化史を明らかにすることができる。

タマワタムシ族 Eriosomatini のアブラムシは、ニレ属およびケヤキ属（ニレ科）の植物の葉にさまざまな形の虫こぶ（ゴール）を形成することで知られている。本族のアブラムシは、寄主転換を行い、系統的にかけ離れた2種類の植物の間を季節ごとに移住する。2種類の植物は、それぞれ一次寄主（ニレ属・ケヤキ属）および二次寄主（主に草本植物）と呼ばれる。有性生殖は一次寄主植物上に秋に出現する有性世代で行われ、その他の世代はすべて単為生殖で増殖する。しかしながら、一部の種は寄主転換をせずに、二次寄主上で単為生殖のみで増殖する性質を獲得した。このような単為生殖種は、寄主転換性の祖先から一次寄主の局所的絶滅により生じたと考えられている。単為生殖種の中には、イネ科作物の害虫として記録されている種を数多く含んでおり、こうした害虫アブラムシの進化的起源を推定するためには、系統樹に基づく最節約復元法に基づいて祖先種の一次寄主を推定し、植物の化石記録と照合することが必要である。タマワタムシ族とニレ科植物との関係は、白亜紀後期から新生代第三紀初期（約 6500 万年前）にまで遡る。第三紀から第四紀にかけて、ニレ科を含む広葉樹の各群は放散と絶滅、分布域の拡大と縮小を伴う劇的な変遷を遂げてきた。こうした変遷はタマワタムシ族の進化に大きな影響を与えたことが予測される。

本研究の第一の目的は、タマワタムシ族の系統関係を解析することにある。第二に、得られた系統樹に基づき、寄主植物とゴール形状の進化系列を決定する。さらに、これらの結果に基づき、本族における進化史を包括的に考察することを目指す。

1. 第2章では、*Byrsocryptoides* 属について分類学的に検討した。本属はコーカサス地方にのみ分布し、ケヤキ属に葉を巻いたゴールを形成する。本属はタマワタムシ族における祖先的な状態を数多く保持しており、タマワタムシ族の進化を理解するためには重要な一群である。しかし、その知見はきわめて乏しかった。大英自然史博物館（イギリス）に所蔵されているグルジア共和国産の標本に基づき、本属の各種につ

いて形態、分布および生活環を明らかにした。

2. 第3章では、タマワタムシ族の系統関係を解析した。族内より29種を選定し、外群として同亜科内の別族より6種、近縁の別亜科より1種を含めた。52形態形質を用いて、最節約法に基づき系統樹を構築した。各形質を等価に重み付けをした解析と、保持指数に基づいた逐次重み付け法による解析の2通りの解析を行った。等価に重み付けをした解析では、多数の最節約樹が得られ、族内の系統関係は不確定であった。しかし、逐次重み付けをした解析では、3つの最節約樹が得られたが、それらの違いは *Kaltenbachella* 属内の種間関係だけであり、それ以外では安定した系統関係が推定できた。3つの最節約樹のいずれにおいてもタマワタムシ族の単系統性は支持され、ほとんどの属および高次グループも単系統群となった。

得られた系統樹に基づき、一次寄主とゴール形態について最節約的復元を行った。その結果、ケヤキ寄生が祖先的であり、ニレ寄生はケヤキ寄生より2度独立に生じたことが示唆された。また葉巻型ゴールが祖先的と推定され、閉鎖型ゴールは葉巻型ゴールより一度だけ進化したことも示唆された。

3. 第4章では、単為生殖種の起源と分布について、*Colopha* 属を対象として検討した。*Colopha* 属は6種から構成され、北米および中央ヨーロッパ産の3種は寄主転換性で有性生殖を行う一方、東アジア産の2種と南ヨーロッパ産の1種は二次寄主上で単為生殖のみで繁殖する。推定された系統樹によると、*Colopha* 属の祖先群はニレ属 *Blepharocarpus* 節を一次寄主としていたことが示唆された。このニレの節の現存種は中央ヨーロッパと北米に隔離分布しているが、東アジアには分布しない。化石記録によると、東アジアでは *Blepharocarpus* 節のニレは新第三紀まで分布したが、その後に絶滅したと考えられている。東アジア産の単為生殖種の *Colopha* 属は *Blepharocarpus* 節のニレの絶滅によって、東アジアでは二次寄主上の世代のみが単為生殖によって残存したと示唆された。

4. 第5章では、これまでの解析の結果を踏まえて、タマワタムシ族の進化について総合的に議論した。ケヤキにゴールを形成する種群は系統樹の基部で分岐し側系統群を形成することから、ケヤキ寄生性は祖先的であることが示唆された。したがって、タマワタムシ族は初期の進化過程においてケヤキを寄主とし、多様化したと推定された。分子系統解析に基づく報告によると、本族は白亜紀後期から第三紀初期に分岐したと推定されている。化石記録によると、その当時、ケヤキ属はユーラシアから北米にかけて北半球に広く連続的に分布しており、ケヤキを寄主とするタマワタムシ族の祖先種群も広域的・連続的に分布していたと推定される。その後、ケヤキ属は多くの地域で絶滅し、ごく限られた地域（レフュージア）でのみ残存した。ケヤキを寄主とするタマワタムシ族の構成種も多くが絶滅したと考えられ、その結果、ケヤキに寄生する本族の現生種は種多様性が低く、分布も隔離的で、系統樹の基部で側系統的になると説明できる。

タマワタムシ族は30種以上を含む2つの属 *Eriosoma* および *Tetraneura* とわずかな種を含む多数の属から構成されている。*Eriosoma* と *Tetraneura* はいずれも系統樹の先端に位置し、ニレ属 *Ulmus* 節を寄主としている。この節のニレは20種以上を含む大きなグループで、第三紀後期から第四紀にかけての寒冷・乾燥気候の到来とともに急速に多様化し、北半球寒冷地域に分布を拡大した。したがって、比較的最近多様性を高めたタマワタムシの属は、急速に多様化した寄主植物グループへの寄生の結果であると考えられる。一方、種数の少ないタマワタムシの属は系統樹の基部で分岐し、また温暖な地域に分布するニレグループを

寄主としていた。これらのニレグループは種多様性が低く、起源の古いグループの残存要素であると考えられる。

以上、本学位論文ではタマワタムシ族の系統解析と祖先復元を行い、寄主植物の系統情報と化石記録を参照することで、タマワタムシ族の包括的な進化史を考察した。第三紀を通じての寄主植物の多様化と絶滅、分布域の拡大と縮小が、寄生者であるタマワタムシ族の各属における現在の種多様性に大きな影響を与えてきたと結論できる。

# 学位論文審査の要旨

主 査 助 授 秋 元 信 一

副 査 教 授 諏 訪 正 明

副 査 教 授 齋 藤 裕

副 査 助 授 大 原 昌 宏 (北海道大学総合博物館)

## 学 位 論 文 題 名

Phylogeny and evolution of gall-forming aphids of the tribe Eriosomatini (Aphididae: Eriosomatinae) associated with *Ulmus* and *Zelkova* (Ulmaceae)

(ニレ属およびケヤキ属 (ニレ科) に虫こぶを形成する Eriosomatini 族 アブラムシの系統と進化 (アブラムシ科: タマワタムシ亜科))

本論文は、図17、表3、引用文献142編からなる総頁109頁の英文論文である。参考論文4編が添えられている。

タマワタムシ族のアブラムシは、ニレ属およびケヤキ属 (ニレ科) の植物の葉に虫こぶ (ゴール) を形成する点で特徴づけられる。本族のアブラムシは寄主転換を行い、2 種類の植物 (1 次寄主: ニレ属、ケヤキ属、2 次寄主: 主に草本植物) の間を季節ごとに移住する。タマワタムシ族とニレ科植物との関係は、白亜紀後期から新生代第三紀初期 (約 6500 万年前) にまで遡る。第三紀から第四紀にかけて、ニレ科を含む広葉樹の各群は放散と絶滅、分布の拡大と縮小を伴う劇的な変遷を遂げてきた。こうした変遷は、タマワタムシ族の種多様性、分布域、生活環などの進化に大きな影響を与えたと予想できる。

こうした状況のもと、本論文ではタマワタムシ族の系統関係を解析し、得られた系統樹に基づいて寄主植物とゴール形状の進化系列を推定した。さらに、本族における進化史を包括的に考察した。

第一に、従来知見がきわめて乏しかったコーカサス地方に分布する *Byrsocryptoides* 属について分類学的に検討した。本属はタマワタムシ族における祖先的な状態を保持しており、本研究を遂行するにあたっては重要な一群である。イギリスの大英自然史博物館に所蔵されている標本に基づき、本属の各種について形態、分布および生活環を明らかにした。

次いで、最節約法に基づいてタマワタムシ族の系統関係を解析した。族内より 29 種、外群を 7 種の計 36 種を選定し、解析には 52 形態形質を用いた。各形質を等価に重み付けをした解析では多数の最節約樹が得られ、族内の系統関係は不確定であった。しかし、得られた最節約樹に基

づいて、ホモプラシー度に応じた形質の逐次重み付けを行ったところ、3つの最節約樹が得られ、一箇所を除くと安定した系統関係が推定できた。3つの最節約樹のいずれにおいてもタマワタムシ族の単系統性が支持され、ほとんどの属および高次グループも高い確度で単系統群と推定された。

さらに、得られた系統樹に基づいて最節約復元を行うと、ケヤキ寄生が祖先的と推定され、ニレ寄生はケヤキ寄生より二度独立に生じたことが示唆された。また葉巻型ゴールが祖先的で、閉鎖型ゴールと中間型ゴールは葉巻型ゴールよりそれぞれ一度ずつ進化したことも最節約的に復元された。

*Colopha* 属を対象として、2次寄主上でのみ増殖する種の起源と分布について検討した。推定された系統仮説によると、本属の祖先群はニレ属 *Blepharocarpus* 節を1次寄主としていたと示唆された。この節のニレは北米と中央ヨーロッパには現存しているが、東アジアでは新第三紀以降に絶滅したと考えられている。その結果、北米および中央ヨーロッパ産の *Colopha* 属の種では寄主転換をするのに対し、東アジア産の種は単為生殖によって2次寄主上に残存したと示唆された。

最終章では得られた知見を総合し、タマワタムシ族の全体的な進化パターンについて議論している。系統推定と形質の最節約復元により、タマワタムシ族は初期の進化過程においてケヤキ属を寄主として多様化したと推定された。タマワタムシ族は白亜紀後期から第三紀初期に起源し、その当時北半球に広く連続的に分布していたケヤキ属とともに広域的に分布していたと考えられる。その後、ケヤキは多くの地域で絶滅し、ユーラシアの一部の地域でのみ残存した。ケヤキを寄主とするタマワタムシ族の構成種は、現在、種多様度が低く、側系統的な関係を示す。このことから、ケヤキ寄生種の多くが絶滅し、その結果、現生種は隔離的に分布し、低い種多様度を示すと考えられた。ニレ属の分子系統解析や化石記録を参照すると、タマワタムシ族の30種以上を含む2属は、第三紀後期から第四紀にかけて急速に放散したニレの一群とともに多様化したと考えられた。一方、種多様度の低い多数の属は、起源が古い残存要素であるニレのグループとともにごく少数の構成種が残存してきたと推定された。

以上のように、本学位論文は、系統解析と祖先復元に基づき、さらに寄主植物の系統情報や化石記録と組み合わせて、タマワタムシ族の進化史を包括的に考察したものである。第三紀を通じての寄主植物の変遷が寄生者であるタマワタムシ族の進化に大きな影響を与えてきたことを明らかにした。こうした包括的な研究は数少なく、学術的価値が高い。本研究の成果は、植食性昆虫と寄主植物との間の共進化を理解するためにも、またアブラムシ防除の基礎資料としても貴重な知見となりうる。よって、審査員一同は、佐野正和が博士（農学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと認めた。