

学 位 論 文 題 名

ROLE OF ECOLOGICAL DIVERGENCE FOR
SPECIATION PROCESS IN PHYTOPHAGOUS
LADYBIRD BEETLES OF THE GENUS
HENOSEPILOACHNA

(*Henosepilachna* 属食植性テントウムシの種分化過程において
生態的分化が果たす役割)

学位論文内容の要旨

近年、種分化研究の興味はそれを引き起こす要因の適応的な側面に集まりつつある。‘生態的種分化’は種分化を引き起こす要因の中でも特に生態的要因が果たす役割に焦点を当てる考え方であり、異なった分岐自然選択を受けた集団間での形質の分化が生殖隔離を引き起こし、種を分化させると仮定する。この仮説の下では、ある生態学的形質がどれくらい適応と生殖隔離に関わっているかを測定できる材料が必要不可欠である。

食植性テントウムシの一群である *Henosepilachna* 属には、様々な寄主植物に適応し、種間での分化の程度の異なる近縁種が複数含まれている。このことから、この属は寄主植物への適応が種分化にどのように貢献するかを調べるのに非常に好適な材料であると考えられる。本研究では、生態的種分化の観点から、2組のマダラテントウ近縁集団の生殖隔離要因を詳細に検討し、適応がこれらのテントウの種分化におよぼす役割を考察した。第1節ではオオニジュウヤホシテントウ種群に属する日本産の近縁2種間で見られる複数の隔離機構が全体の生殖隔離に与える影響の評価を行った(2章)。第2節(3-6章)では、Cibinong (インドネシア、ジャワ島西部)において、*Henosepilachna diekei*に見られる異なった寄主植物を利用する2タイプの集団を用い、生態的分化が集団間の生殖隔離に与える影響の評価を行った。まず、個々の要因の生殖隔離に及ぼす影響を定量的に把握し、ついで、単独の隔離要因(寄主植物の違い)がどのように生殖隔離を生み出し、またどのくらい種分化に貢献するのかを詳細に検討した。さらに、この種で見られる様々な食草利用を示す集団がどのように成立したかを分子系統解析の手法で推定した。

第1節において、日本産食植性テントウムシの近縁種であるオオニジュウヤホシテントウとエゾアザミテントウを用いて交尾前・後に働く9項目の生殖隔離要因を測定したところ、両種ともにそのうちの4項目(生息場所隔離、行動隔離、種間交配での孵化率低下、雑種の交配における孵化率低下)が隔離障壁として作用していることが分かった。これら

の隔離障壁は単独では完全な生殖隔離を生み出すことは出来ないが、生活史において連続的に作用することで非常に強く2種間の遺伝子流動を妨げている。この2種において生息場所隔離は最初に両者の接触を妨げる重要なものであるが、そのとき利用している寄主植物の種類や季節動態、環境の攪乱などで容易に強さが変動するという側面も持っている。仮想的に生息場所隔離の強さを変化させた場合に全体の隔離の強さがどれくらい変動するかを計算すると、両方の種において生息場所隔離の変化に伴う隔離全体の強度変化はわずかであるという結果が得られた。以上の知見から、複数の隔離障壁の存在は環境の変化に伴って強さが変動しやすい隔離障壁、例えば生息場所隔離などを補完し、生殖隔離全体の頑健性を高めているものであるということが示された。

一方、第2節においては、*H. diekei*の寄主の異なる集団は寄主植物の違い（成虫の寄主選好性・成虫の寄主利用能力・幼虫の寄主利用能力）だけが隔離障壁として働きうる、という先行研究の結果を確認した（3章）。寄主植物の違い、特に成虫の寄主選好性の違いは、その個体を寄主植物上に留めて移動範囲を限定すること（host fidelity）によって直接的に同系個体間の交配を生み出し、産卵選好性にも影響を与えることが示された（4章）。寄主植物の違いは単独の隔離障壁であるにもかかわらず、この種の同所的な集団間の遺伝子流動をほぼ完全に遮断されていることが分子マーカーを用いた解析から明らかになった（5章）。以上の結果から、寄主植物の違いはhost fidelityを引き起こすことによって強い隔離障壁を生み出し、それがほぼ完全に集団を分化させうることが示された。

また、インドネシア各地およびマレー半島で採集された*H. diekei*の集団は少なくとも3科4属の食草を利用しており、それぞれの地域集団は自身の寄主植物をもっとも効率的に利用できる。しかし、分子系統解析の結果（6章）はこれらの集団が互いに非常に近縁であることを示しており、さらに、寄主植物の違いに対応した明瞭な集団間の遺伝的分化は見つからなかった。この種においては、寄主植物の変更と特殊化が頻繁に起きており、それが多様な植物への適応放散と密接に関係している可能性が示唆された。

これらの結果は、（1）食草変換が直ちに強い生態的隔離を引き起こし、初期の集団分化からほぼ完全に生殖的に隔離された集団を生み出すまでの全ての過程を完了させうること、そして（2）この生態的隔離は強く集団間の接触を妨げるが、その強さは環境に依存するため、環境の変動する条件下でも遺伝的な独自性を保つためには、その他の隔離障壁を進化させる必要があることを示している。これらの新知見は従来の生態的種分化の概念を更に一歩先へとすすめるものであり、種分化研究に大きく貢献するものである。

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 堀 口 健 雄

副 査 教 授 木 村 正 人 (地球環境科学研究院)

学 位 論 文 題 名

ROLE OF ECOLOGICAL DIVERGENCE FOR SPECIATION PROCESS IN PHYTOPHAGOUS LADYBIRD BEETLES OF THE GENUS *HENOSEPILOACHNA*

(*Henosepilachna* 属食植性テントウムシの種分化過程において

生態的分化が果たす役割)

種分化の研究は、生物の進化が提唱されてから150年もの間、進化生物学の話題の中心であった。しかし、多くの先人達が長い時間と労力をかけてきたにも関わらず、種分化の機構や種分化を引き起こす要因についてはいまだに不明な点が多い。申請者は、近年盛んに議論されるようになった‘生態的種分化’の観点から、*Henosepilachna* 属の食植性テントウムシを用いてこれらの問題を扱った。この属の食植性テントウムシには、様々な寄主植物に適応し、分化の程度の異なる近縁種や同一種内の集団が複数含まれている。また、食植性であるため、生態学的形質がどれくらい適応と生殖隔離に関わっているかを容易に測定することができる。このことから、この属は寄主植物への適応が種分化にどのように貢献するかを調べるのに非常に好適な材料であると考えられる。本研究において申請者は、2組のマダラテントウ近縁集団の生殖隔離障壁を詳細に検討し、適応がこれらのテントウの種分化におよぼす役割を考察した。

第1節ではオオニジュウヤホシテントウ種群に属する日本産の近縁2種間（オオニジュウヤホシテントウとエゾアザミテントウ）で見られる複数の要因が全体の生殖隔離に与える影響の定量的な評価を行い（2章）、両種の間には4項目（生息場所隔離、行動隔離、種間交配での孵化率低下、雑種の交配における孵化率低下）の隔離障壁が存在することを示した。これらの隔離障壁は単独では完全な生殖隔離を生み出すことは出来ないが、生活史において連続的に作用することで非常に強く2種間の遺伝子流動を妨げている。申請者は更に、複数の隔離の存在が環境の変化に伴って強さが変化しやすい隔離障壁、例えば生息場所隔離などを補完し、生殖隔離全体の頑健性を高めていることを示した。複数の隔離障壁の存在がどのように種分化あるいは近縁種の共存に貢献しているかを示した研究はほとんど例がなく、上記の結果は隔離の果たす役割や生物学的種概念に新たな知見を加えるものである。

第2節（3-6章）で申請者は、インドネシアに生息する *Henosepilachna diekei* に見られる異なった寄主植物を利用する2タイプの集団を用い、生態的分化が集団間の生殖隔離に与える影

響の評価を行った。第3章では、*H. diekei* の寄主の異なる集団では寄主植物の違い（成虫の寄主選好性・成虫の寄主利用能力・幼虫の寄主利用能力）だけが隔離障壁として働きうる、という先行研究の結果を確認した。ついで第4章では、寄主植物の違い、特に成虫の寄主選好性の違いが、その個体を寄主植物上に留めて移動範囲を限定すること（host fidelity）によって直接的に同系個体間の交配を生み出し、産卵選好性にも影響を与えることを示した。さらに第5章では、3、4章で示された寄主植物の違いという単独の隔離障壁が、この種の同所的な集団間の遺伝子流動をほぼ完全に遮断していることを、分子マーカーを用いた解析から明らかにしている。以上の結果から、寄主植物の違いは host fidelity を引き起こすことによって強い隔離障壁を生み出し、それがほぼ完全に集団を分化させうるということが明瞭に示された。第6章では、インドネシア各地およびマレー半島で採集された *H. diekei* の集団を用いて、それぞれの集団の食性と系統的關係を、分子系統解析の手法を用いて調べた。その結果、これらの地域には少なくとも3科4属の食草を利用し、自身の寄主植物をもっとも効率的に利用できる様々な *H. diekei* の集団が生息していることが示された。しかし、これらの集団は互いに非常に近縁で、寄主植物の違いに対応した明瞭な集団間の遺伝的分化は確認されなかった。このことは、この種において寄主植物の変更と特殊化が頻繁に起きており、それが多様な植物への適応放散と関係している可能性を示唆している。

申請者はこれらの研究結果から、以下の二つの結論を導き出している。（1）食草変換は種分化において非常に強い影響力を持ち、初期の集団分化からほぼ完全に生殖的に隔離された集団を生み出すまでの全ての過程を完了させうる。そして（2）このような非常に強い選択圧を引き起こすにも関わらず、生態的隔離の強さは環境に依存するため、集団あるいは種の独自性を保つためには、環境の変動に依存しないその他の隔離障壁の進化が必要である。

これらの新知見は、種分化という現象がどの要因によってどのように進行するかについて、重要な示唆を与えており、大きく種分化研究に寄与するものである。

審査員一同は、これらの成果を高く評価し、申請者が博士（理学）の学位を受けるに十分な資格を有するものと判定した。