

学位論文題名

Quantitative genetic basis of host utilization by phytophagous ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae: Epilachninae) and its implications for host range evolution

(食植性テントウムシの寄主利用に関わる  
遺伝的基盤と予測される寄主範囲の進化)

学位論文内容の要旨

多くの食植性昆虫は限られた分類群の植物を寄主として利用しているが、この特定の寄主植物への適応こそが現在我々の目にしている多様な食植性昆虫を生み出した主要な要因と考えられてきた。つまり、寄主を変更することによって古い寄主と新しい寄主を利用する同種の食植性昆虫集団が遺伝的に分化し、新食草を利用する集団が新しい種へと進化すると考えられるのである。近年急速に発展した分子系統学的手法による解析の結果も、食植性昆虫の多様化と彼らが利用する植物群の多様化が密接に関連していることを示している。食植性昆虫がある植物を寄主植物として利用するためには、当該昆虫がその植物を利用する生理的な能力を保持しているだけではなく、その植物が十分な資源量を持ち、生育環境や季節消長が昆虫のそれと同調しているなどの様々な条件を満たしていなければならない。そのため、食植性昆虫にとって寄主植物がどのように決まっているのか、そして、新規の寄主植物への変更と適応がどのように生じるかについては、様々な側面から検証することが必要である。

本研究では、食植性昆虫が利用する植物群の進化的変化に強く影響を与えると考えられる要因を、2種の近縁な食植性テントウムシ、ヤマトアザミテントウ *Henosepilachna niponica* (Lewis) (以下、ヤマト) とエゾアザミテントウ *H. pustulosa* (Kôno) (以下、エゾ) を用いて検討した。本研究では大きく2つの観点から研究を行った。

前半の2つの章(第1章と第2章)では、新規の寄主植物への適応を通じた分布の拡大の可能性を扱った。食植性昆虫にとって寄主植物は非常に重要な環境要因であり、その地理的分布も寄主の分布によって制限を受けている。従来、寄主植物とは異なった分布域を持つ新しい寄主植物への適応は、食植性昆虫の分布域の変化や、従来の寄主植物を使用する集団との分化を生み出す可能性がある。北海道南西部、渡島半島に分布するヤマトは主にミネアザミ *Cirsium alpicola* Nakai を寄主植物として利用しており、その分布もミネアザミの分布と一致している。しかし、厚沢部町においてマルバヒレアザミ *C. grayanum* (Maxim.) Nakai のみを利用する集団が報告されている。マルバヒレアザミは渡島半島中部・南部に広く分布する最も資源量が豊富なアザミなので、今後、厚沢部町で見られたようなヤマトのマルバヒレアザミ利用がこのアザミの広い分布域に拡大する可能性や、マルバヒレアザミ依存集団とミネアザミ依存集団が分化する可能性が考えられた。そこで本研究では、マルバヒレアザミの利用を導く要因を、ヤマトの利用能力とマルバヒレアザミの寄主植物としての質という二つの観点から調査した。その結果、マルバヒレアザミの質に集団間で大きな違いがあることが強く示唆され、厚沢部において観察されたヤマトのマルバヒレアザミ利用には、ヤマトの地域集団間のアザミ利用能力の差ではなく、この地域に成育するマルバヒレアザミがヤマトの寄主として例外的に好適であることが主要な要因であることが明らかになった(第1章)。さ

らに、本研究で行われた野外調査によってマルバヒレアザミを利用する集団が5箇所で確認されたため、それぞれの地域のマルバヒレアザミの質を摂食実験により評価した結果、それらの地域に生育するマルバヒレアザミの質も厚沢部で確認された様にヤマトの寄主として好適である可能性が示唆された(第2章)。また、異なる寄主植物(ミネアザミとマルバヒレアザミ)を利用するヤマト集団間で幼虫の生育能力や成虫の食性を比較した結果、自身が利用しているマルバヒレアザミ集団への適応が進行している可能性が示唆された(第1章)。これらの結果は、マルバヒレアザミの全分布域へのヤマトの分布拡大の可能性が低いこと、および、寄主変換が植物側の要因によって導かれたとしても、利用開始後に作用する自然選択の違いによってヤマト集団間の分化が導かれる可能性を示唆している。

後半の章(第3章と第4章)では、複数の植物を利用する能力の間に存在する正の遺伝相関が新しい寄主植物への前適応を産みだし保持する可能性について、量的遺伝学的手法を用いて検討した。寄主の変換が生じるためには、従来の植物を利用している食植性昆虫集団の内部に、新しい寄主を利用するある程度の能力(前適応)が保持されている必要がある。しかし、こうした前適応を生み出し、維持するメカニズムについてはほとんど分かっていない。

第3章では、ヤマト及びエゾのマルバヒレアザミへの適応を制限する要因を検討するために、幼虫の飼育結果を解析し、それぞれの植物を利用する能力の遺伝分散の量、及び、現在の寄主植物とマルバヒレアザミを利用する能力の間の遺伝相関の有無を見積もった。その結果、いずれのテントウにもマルバヒレアザミを利用する能力に遺伝分散が検出され、適応が生じる可能性が示された。しかし、エゾはマルバヒレアザミを利用する能力自体が非常に低いため、野外でマルバヒレアザミに依存して世代を繰り返す事は事実上不可能であり、このことが本種のマルバヒレアザミへの適応を制限している主要な要因と考えられる。一方、ヤマトでは現在の寄主植物(ミネアザミ)とマルバヒレアザミを利用する能力の間に正の遺伝相関が検出され、これがマルバヒレアザミへの適応を制限する要因となる可能性が考えられる。正の遺伝相関が検出されたことは、ミネアザミの利用能力とマルバヒレアザミの利用能力が共通の遺伝子群の効果によってもたらされていることを示唆しており、ヤマトの持つ比較的高いマルバヒレアザミ利用の能力は、ヤマトがミネアザミへの適応することで生じた利用能力の副産物(前適応)として生じていると思われる。したがって、ヤマトがミネアザミを主要な寄主植物として利用し続ける限り、マルバヒレアザミへの適応は現状のレベルの留まると予想される。

第4章ではエゾを用いて、寄主植物を含めた複数の植物を利用する能力の間にどの程度遺伝相関が存在しているのかを、合計9種の植物を用いて検討した。その結果、植物を利用する能力間の正の遺伝相関は近縁な植物の組み合わせで検出されやすい傾向があり、遠縁な組み合わせでは正負いずれの相関も検出されないケースが大半を占めた。この結果は、系統的に近い植物を利用する能力はある程度共通の遺伝子群の効果によってもたらされており、遠縁な植物を利用する能力は別々の遺伝子群の影響を強く受けている事を示唆している。特定の寄主植物への適応は、それに関連する遺伝子群の効果によって寄主以外の近縁な植物への前適応を間接的に産みだし、この前適応は寄主変更をしない限り維持されるだろう。

食植性昆虫における寄主植物の変更は近縁な植物間で生じやすいことが先行研究から明らかになっている。本研究において推定された正の遺伝相関をもたらず遺伝子群の作用が導く前適応は、この広く見られる近縁な植物間の寄主変更に大きな役割を果たしているにちがいない。

# 学位論文審査の要旨

主 査 教 授 片 倉 晴 雄

副 査 教 授 堀 口 健 雄

副 査 教 授 木 村 正 人 (環境科学院)

副 査 准教授 藤 山 直 之 (北海道教育大学大学院

教育学研究科)

## 学 位 論 文 題 名

### Quantitative genetic basis of host utilization by phytophagous ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae: Epilachninae) and its implications for host range evolution

(食植性テントウムシの寄主利用に関わる  
遺伝的基盤と予測される寄主範囲の進化)

食植性昆虫は現在地球上に生息する全生物種の約4分の1を占めると言われており、その種多様性の創出機構の解明は進化学の主要なテーマの一つである。食植性昆虫においては、食物であり、住み場所でもある寄主植物(食草)を変える事が直ちに元の食草に依存する集団との間に強い生殖隔離を引き起こすことが知られているが、このような種分化に結びつく食草の転換がどのような要因によって引き起こされ、どのように進行するかはほとんど解明されていない。本研究では、食植性昆虫が利用する植物群の進化的変化に対して強く影響を与えると考えられる要因を、2種の近縁な食植性テントウムシとその食草の系を用いて検討した。

前半の2つの章では、ミネアザミを主要な食草と渡島半島南部に局在するヤマトアザミテントウが渡島半島の大半の地域で優占するマルバヒレアザミを極めて限定的にしか利用しない原因を検討し、テントウ集団間の食草利用能力の差異ではなく、マルバヒレアザミの集団間に存在する食草としての質の変異がテントウの限定的利用の主要因であることを見いだした。この結果とフィールド調査によって明らかにしたアザミ類の地理的分布状況に基づき、特定の種もしくは品種のアザミの有無がこのテントウの渡島半島域における分布を決定づけていることを解明した。

後半の2章では、申請者はヤマトアザミテントウおよびエゾアザミテントウの幼虫を複数の植物で飼育し、量的遺伝学的手法を駆使してそれぞれの植物を利用する能力の遺伝率を明らかにし、その上で異なった植物を利用する能力に遺伝相関があるかどうかを検討した。結果として、植物を利用する能力間の正の遺伝相関が近縁な植物の組み合わせで検出されやすい傾向があり、系統的に近い植物をある程度利用する能力が共通の遺伝子群の効果によってもたらされているらしいことを示した。このことは、特定の寄主植物への適応が、それに関連する遺伝子群の効果によって未だに遭遇していない近縁の他の植物への前適応を間接的に産み出すこと、および、こうした前適応は、現在の食草への依存が続く限り不完全な状態であっても維持されるだろうという事を意味する。

食植性昆虫の寄主変換は多くの研究者の興味を引いており、新たな食草の利用が生じれば、それが種分化や多様化を引き起こすことは理論的にも実証的な研究からも支持されている。しかし、食植性昆虫が新規食草を食べ始めるには、その植物を摂食するある程度の生理的な能力を備えていなければならない。ところが、そのような前適応が旧来の食草に依存する祖先集団の中にどの様にして生じ、維持されているかはほとんどの場合不明である。理論的研究もこの問題を扱わないまま、食草変換に関わる議論の中でこの問題は大きな謎として残されている。本研究はこうした食植性昆虫の食性進化に関わる基本的問題を、多大な労力を要する実証的なアプローチによって解明しようと試みたものであり、注目すべき成果を上げた。中でも、前述の

新規食草への前適応が現在利用している食草への適応の副産物として食植性昆虫集団の中に生まれ、維持されていることを強く示唆する結果を得たことは、寄主変換を伴う食植性昆虫の種分化に関する議論を一步進める大きな成果として高く評価できる。

よって著者は、北海道大学（理学）の学位を授与される資格あるものと認める。