

学位論文題名

Taxonomy and Molecular Phylogeny of the Phytophagous
Ladybird Beetles, the *Epilachna alternans* Species
Complex (Coleoptera: Coccinellidae: Epilachninae),
radiated in Southeast Asia

(東南アジアで放散した食植性テントウムシ *Epilachna alternans* 種群
(コウチュウ目テントウムシ科マダラテントウ亜科) の分類
および分子系統解析)

学位論文内容の要旨

食植性昆虫は、現在までに記載されている全生物の四分の一を占めると言われるほど種数の多いグループであり、また多くの種が狭食性であることから、その多様性の高さと寄主特異性の関係は古くより進化生物学者にとっての興味の対象であった。*Epilachna alternans* Mulsant はインドネシアに棲息するウリ科植物を利用するマダラテントウの一種であるが、過去 20 年にわたるインドネシアを中心とした調査により、複数の近縁な未記載種とともに複雑な種群を形成していることが明らかになってきた。このグループは、アジアの熱帯域においてキク科、イワタバコ科、シソ科など多様な分類群の植物へ放散しており、寄主植物と昆虫の多様性の関係という視点において、非常に興味深い。本学位論文では、*E. alternans* とその近縁種を分類学的に整理し、多様な植物へ放散したこの種群の状況を詳細に記述するとともに、分子系統学的解析によって種間の関係と放散の歴史を明らかにし、今後の進化研究のための強固な基盤を作ることを目的とした。

論文は 5 章から構成されている。第 1 章の導入に続き、第 2 章において、*E. alternans* 種群の分類学的整理を行った。本種群に属すると考えられる既知種は *E. alternans* (原記載: ジャワ), *E. grayi* Mulsant (原記載: インド・ベンガル), *E. glochinosa* Pang et Mao (原記載: 中国雲南省), *E. concuogensis* Hoang (原記載: 北ベトナム), *E. hopeiana* Miyatake (原記載: ネパール) の 5 種である。*E. glochinosa* 以外の既知種とジャワ・スマトラで採集された複数の未記載種について、雄交尾器の siphon 先端部の形態を主な分類形質として用い、食草や地理的分布に関する情報を統合して検討した結果、*E. alternans* の西ジャワ・東ジャワのフォームを *E. a. alternans* と *E. a. jawatimur* subsp. nov. の 2 亜種に分け、*E. hopeiana* を *E. grayi* の新参異名とした。また、スマトラのキク科蔓性植物、ウリ科アマチャヅル、イワタバコ科ミズビワソウ属草本、キク科キオン族蔓性植物、ウリ科スズメウリ・カラスウリ類を利用する種をそれぞれ *E. rasamensis* sp. nov., *E. gynostemmae* sp. nov., *E. cyrtandrae* sp. nov., *E. senecionis* sp. nov., *E. barisanensis* sp. nov. として、西ジャワのキク科ショウジョウハグマ属木本、シソ科ヤマハッカ属草本を利用する種をそれぞれ *E. ceremeensis* sp. nov., *E. isodontis* sp. nov. として、記載した。その他、まだ情報が不十分であるが、本種群に属する未記載種と考えられる 5 種

を挙げた。更に、本種群に近縁な西ジャワの未記載種を *E. sundaensis* sp. nov. として記載した。従って、本種群は少なくとも 11 種 1 亜種、おそらくそれ以上の種を有するグループである。

第 3 章では、外部形態と雄交尾器形態を数量化し、多変量解析による形態差の評価を試みた。外部形態は、複数部位の測定値を元に、交尾器形態は siphon 先端部の輪郭形状をフーリエ記述子を用いて表すことにより、それぞれ多変量解析を行った。外部形態の解析では、多変量分散分析の結果、種間・雌雄間にそれぞれ有意差が検出された。主成分分析の結果では、特に *E. a. jawatimur*, *E. ceremeensis*, *E. concuungensis*, *E. isodontis* がそれぞれ特徴的な形態を持ち、他種とは明瞭に区別されたが、その他の種、*E. a. alternans*, *E. rasamensis*, *E. gynostemmae*, *E. cyrtandrae*, *E. senecionis*, *E. barisanensis*, *E. grayi*, *E. sp. S* ではある程度種毎の傾向は見られるものの、地理変異を含む種内変異が種間変異を覆う形となり、明瞭な区別はされなかった。一方、雄交尾器形態の解析では、種間の差は基本的に明瞭であった。ただし、*E. cyrtandrae* と *E. barisanensis* の間では、同所的な個体群間では明瞭に区別されるものの、異所的な個体群間ではこの形質による区別は出来なかった。

第 4 章では、ミトコンドリア DNA の ND2, COI, 16S rRNA の各遺伝子領域の部分配列、核 DNA の ITS2 領域の部分配列を用いて *E. alternans* 種群の分子系統解析を行った。ミトコンドリアの系統では、種間の分化は完全であり、大きく 3 クレードが認められた。大陸の *E. grayi*, *E. concuungensis*, 北スマトラの *E. sp. S* からなるクレードが最も古くに分岐しており、その後ジャワの *E. alternans* の 2 亜種、スマトラの *E. rasamensis*, *E. gynostemmae* からなるクレードとスマトラの *E. cyrtandrae*, *E. senecionis*, *E. barisanensis*, ジャワの *E. ceremeensis*, *E. isodontis* からなるクレードが分岐している。この結果はジャワへの複数回の侵入を示唆している。種群の最も古い分岐は約 150 万年前と推定され、第四紀中に全ての放散イベントが起こったことが示された。一方で、核 DNA の解析結果はミトコンドリアとは異なり、種間でハプロタイプの共有が頻繁に見られたが、それらは全て地理的分布の重なる種間であり、ミトコンドリアで近縁な系統関係にある種で共有の頻度が高いという傾向は全く認められなかった。これらの結果から、ミトコンドリアの系統が種間の分岐の歴史を表し、核は分化した後の種／集団間で起こった遺伝子流動の影響を受けている、という仮説を提出した。マダラテントウ類では卵から成虫までの全生活史を食草上で完了することが知られており、正常個体、雑種を問わず、雌は常に自身が育った植物上へ産卵するという仮定のもとでは、例えば交雑が起きても母系遺伝のミトコンドリア遺伝子は種／集団間で移動しない。

最終章では、前章までの結果を元に、第四紀の地史と合わせて、種群の放散の歴史を再構築した。第四紀は氷期・間氷期のサイクルを繰り返した時代であり、氷期には、海水準の下降に伴って、東南アジアには、現在のインドシナ半島、マレー半島、スマトラ島、ジャワ島、カリマンタン島を含むスンダ陸塊と呼ばれる巨大な半島が出現した。これにより、これらの地域間の移住が可能になり、また気温が低下することによって垂直分布が下降し、山地森林性の *E. alternans* 種群のテントウは現在よりも低い標高に棲息することが可能であったと考えられる。このように、*E. alternans* 種群は気候変動と連動して分布域の拡大や分断を繰り返し、その過程でいくつかの集団では寄主食草の転換を伴い、現在の多様な種を含む種群へと分化してきたと考えられる。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 片 倉 晴 雄

副 査 教 授 戸 田 正 憲 (環境科学院)

副 査 教 授 堀 口 健 雄

副 査 准教授 増 田 隆 一

学 位 論 文 題 名

Taxonomy and Molecular Phylogeny of the Phytophagous Ladybird Beetles, the *Epilachna alternans* Species Complex (Coleoptera: Coccinellidae: Epilachninae), radiated in Southeast Asia

(東南アジアで放散した食植性テントウムシ *Epilachna alternans* 種群
(コウチュウ目テントウムシ科マダラテントウ亜科) の分類
および分子系統解析)

博士學位論文審査等の結果について (報告)

食植性昆虫の多様性の高さと寄主特異性の関係は古くより進化生物学者にとっての興味の対象であった。その一方で、形態的差異の微細な多数の近縁種が存在は、食植性昆虫の記載分類を遅らせ、生物多様性の正確な理解の障害にもなっていた。本研究は、このような進化学的には興味深い、分類学的にはやっかいな問題を抱えるグループの典型とも言えるべきアジア産の *Epilachna alternans* Mulsant とその近縁種 (以下 *E. alternans* 種群) に焦点を当て、形態、生態、分布の広範な情報を詳細に検討し、更にミトコンドリア及び核の遺伝子の解析を行い、その分類学的整理と系統関係の解明、本種群の進化史の概要の推定を行った。

著者は雄交尾器の siphon 先端部の形態を主な分類形質として用い、食草や地理的分布に関する情報を統合して検討した。その結果、本種群に属すると考えられた 5 既知種を 4 種に整理しなおし、新たに 7 新種 1 新亜種を記載して、合計 11 種 (内 1 種は 2 亜種を含む) へと整理した。さらに、本種群に近縁な西ジャワ産の 1 種を新たに記載した。*Epilachna alternans* 種群の 11 種のうちウリ科カボチャ亜科の植物を食草とする 4 種はアジア大陸南部・南東部からジャワ島、スマトラ島にかけて広く分布し、異所的である。一方、カボチャ亜科以外の植物を食草とする種類は、中国南部においてイラクサ (イラクサ科) 及びクサギ (クマツヅラ科) を加害する 1 種を除き、スマトラ (4 種、それぞれキク科属名不明の蔓性植物、ウリ科 Zanonioideae 亜科アマチャヅル、イワタバコ科ミズビワソウ属草本、キク科キオン族蔓性植物を加害) かジャワ (2 種、それぞれキク科ショウジョウハグマ属木本、シソ科ヤマハッカ属草本を加害) に分布しており、しばしばカボチャ亜科食の種や他の種と同所的である。特に、スマトラ中央部では合計 5 種が異なった植物を利用して厳密に同所的に分布していることが明らかにされている。分子系統解析では、ミトコンドリア DNA の ND2, COI, 16S rRNA の各遺伝子領域の部分配列、核 DNA の ITS2 領域の部分配列を用い、信頼性の高い結果を得た。ミトコンドリアの部分配列に基づく系統では、それぞれの種の単系統性が示され、種間の分化は完全であった。種群の最も古い分岐は約 150 万年前と推定され、第四紀中に全ての放散イベントが起こったことが示されている。一方、核 DNA の解析結果はミトコンドリアとは著しく異なり、種間でハプロタイプの共有が頻繁に見られたが、それらは全て地理的分布の重なる種間であった。これらの結果から、著者はミトコンドリアの系統が種間の分岐の歴史を表し、核は分化した後の種/集団間で起こった遺伝子流動の影響を受けてい

る、という仮説を提出している。最終章では、第四紀の地史と合わせて、種群の放散の歴史が再構築されており、第四紀の気候変動に起因する分布域の分断と融合、植生の変化が、山地森林性の本種群の様々な植物への放散を生じたと結論している。

本研究の第一の成果は、これまで詳細が不明であった *Epilachna alternans* 種群の分類学的整理と系統関係の解明を行ったことであり、この研究によって、初めて本種群を様々な進化学的研究に使用する基礎が整えられた。また、本研究では *E. alternans* 種群の放散過程について考察する際に核とミトコンドリア遺伝子に基づく結果の不一致について興味深い仮説を展開しているが、この仮説の適否は今後検証が可能である。その他のいくつかの発見と併せ、将来の発展が期待される研究の種子を豊富に提供している点も評価できる。

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。